

STRUKTURUNTERSCHIEDUNG
DURCH ECHOORTUNG
BEI MEGADERMA LYRA
(MICROCHIROPTERA,
MEGADERMATIDAE)

Sabine Elisabeth Schmidt

Disbui. München

1988



STRUKTURUNTERSCHIEDUNG DURCH ECHOORTUNG
BEI MEGADERMA LYRA (MICROCHIROPTERA, MEGADERMATIDAE)

Dissertation
in der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von
Sabine Elisabeth Schmidt
aus München

München, Mai 1988

1. Berichterstatter: Prof. Dr. G.Neuweiler
2. Berichterstatter: Prof. Dr. G.Schuller

Tag der mündlichen Prüfung: 14.7.1988

DISSERTATIONS- UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstr. 15, Tel. 288663

Homo liber de nulla res minus quam de morte cogitat,
& eius sapientia non mortis, sed vitae meditatio est.

B. de Spinoza
Ethica IV, LXVII

Matthäus Betz zum Gedenken

DANKSAGUNG:

Ich danke Prof. G. Neuweiler für die fruchtbare Fragestellung sowie seine Geduld und sein Vertrauen. Die Freiheit, mit der ich das Thema gestalten durfte, ist außergewöhnlich.

Herrn M. Betz verdanke ich nicht nur einen Großteil der Computerprogramme, ohne seine Beratung bei der Konzeption und beim Bau des Phantomzielgenerators wäre die Arbeit in der vorliegenden Form nicht möglich gewesen. Im übrigen danke ich allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe, die durch geduldiges Zuhören und kritische Fragen zum Fortgang der Arbeit beigetragen haben. Für das unermüdliche Interesse an den theoretischen Aspekten des Themas danke ich K.M. Schmidt. Schließlich dürfen auch die begeisterte Aufnahme und die hitzigen Diskussionen meiner Ansätze in den Jahren 1984, 1986 und 1987 in der Arbeitsgruppe um Prof. H.-U. Schnitzler nicht unerwähnt bleiben, die zur Klarstellung der eigenen Auffassung wesentlich beitrugen, und die ich sehr genossen habe. Diese Arbeit wurde im Rahmen des SFB 204 "Gehör", München gefördert.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der Beschallung ausgedehnter Objekte wird ihre räumliche Struktur in der zeitlichen respektive spektralen Struktur der Echos abgebildet. Die Fähigkeit von Fledermäusen, Oberflächenstrukturen mit Hilfe der Echoortung zu unterscheiden, wird am Beispiel des Indischen Falschen Vampirs, Megaderma lyra (Microchiroptera, Megadermatidae), in einer Serie von Zweifachwahlversuchen näher untersucht.

Im ersten Teil dieser Arbeit wird nachgewiesen, daß Megaderma lyra Oberflächen verschiedener mittlerer Strukturtiefe unter ausschließlicher Verwendung der Echoortung voneinander unterscheiden kann. Die Unterscheidungsleistung wird als Funktion der mittleren Strukturtiefendifferenz von je zwei angebotenen Zielen zu 1.8 mm bis 4.8 mm bestimmt.

Eine Analyse der Reflexionseigenschaften der angebotenen Ziele ergibt, daß die Gesamtintensität und die spektrale Zusammensetzung (also die Klangfarbe) der Echos, wie auch die räumliche Verteilung der Echointensität von den Tieren zur Diskrimination genutzt werden könnten.

Die dem Strukturunterscheidungsvermögen zugrundeliegenden Verarbeitungsmechanismen sind Gegenstand des zweiten Teils dieser Arbeit. Echos von natürlichen Objekten sind sehr komplex; daher lassen sich die Verhaltensantworten der Tiere nur schwer interpretieren. Der für diese Arbeit entwickelte Phantomzielgenerator erlaubt es hingegen, Ziele mit nur zwei parallelen, reflektierenden Ebenen zu simulieren. Diese Zweifrontenziele sind durch den Abstand zwischen den beiden Ebenen, d.h. die Laufzeitdifferenz (interne Verzögerung) zwischen den beiden Echofronten, und das Reflexionsvermögen der beiden Ebenen, d.h. die relativen Amplituden der beiden

Echofronten, vollständig charakterisiert.

Modelle, die die Leistung der Tiere bei der Unterscheidung von Zweifrontenzielen unter Annahme bestimmter Verarbeitungsmechanismen erklären sollen, müssen folgenden experimentellen Befunden Rechnung tragen: Die Fähigkeit von Megaderma lyra, das mit der Belohnung verknüpfte Referenzziel von anderen Zielen zu unterscheiden, hängt von der Wahl des Referenzziels ab; es wird eine sehr hohe Zeitauflösung (1 μ s) erreicht; die Unterscheidungsleistung ist keine monotone Funktion des Abstands der beiden Ebenen eines Ziels. Die Tiere sind tolerant gegenüber einer Variation der Gesamtechoamplitude, reagieren dagegen empfindlich auf die Abschwächung einer der beiden Echofronten; sie entscheiden sich auch dann für eines der beiden Ziele, wenn das Referenzziel in einer Zweifachwahl gar nicht geboten wird.

Es wird gezeigt, daß die Resultate mit einem Modell vereinbar sind, das auf einem Vergleich der Spektren der Echos beruht.

Dieses Modell wird im Kontext anderer Ergebnisse diskutiert. Abschließend wird aufgezeigt, daß die Optimalempfängertheorie, die bisher führende Theorie zur Erklärung des Ortungsverhaltens von Fledermäusen, durch die Experimente, aufgrund deren sie etabliert worden ist, nicht gestützt wird.

INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einführung	S. 1
2.	Unterscheidung rauher Oberflächen	S. 10
2.0	Zielsetzung	S. 10
2.1	Material und Methoden	S. 11
2.1.1	Ziele	S. 11
2.1.1.1	Herstellung und geometrische Eigenschaften	S. 11
2.1.1.2	Bestimmung der akustischen Eigenschaften	S. 12
2.1.1.3	Resultate der Beschallungsexperimente	S. 14
2.1.2	Versuchsdurchführung	S. 19
2.1.2.1	Versuchsanordnung	S. 19
2.1.2.2	Datenaufnahme	S. 21
2.1.3	Tiere und Andressur	S. 23
2.1.3.1	Tiere	S. 23
2.1.3.2	Andressur	S. 24
2.1.4	Datenauswertung	S. 25
2.2	Resultate und Folgerungen	S. 27
2.2.1	Wahlverhalten der Tiere	S. 27
2.2.2	Einordnung der Unterscheidungsleistung	S. 30
3.	Unterscheidung strukturierter Phantomziele	S. 32
3.0	Problemdefinition	S. 32
3.1	Material und Methoden	S. 35
3.1.1	Reiz	S. 35
3.1.1.1	Definitionen	S. 35
3.1.1.2	Phantomzielgenerator: Module und Kenngrößen	S. 35
3.1.1.3	Phantomzielgenerator: Akustische Eigenschaften	S. 39
3.1.1.4	Eichungen	S. 43
3.1.2	Versuchsdurchführung	S. 43
3.1.2.1	Versuchsanordnung	S. 43
3.1.2.2	Datenaufnahme	S. 49
3.1.3	Tiere und Andressur	S. 50
3.1.3.1	Tiere	S. 50
3.1.3.2	Andressur	S. 51



3.1.4	Datenauswertung	S. 52
3.1.4.1	Datenpunkte	S. 52
3.1.4.2	Modellparameter	S. 54
3.1.4.3	Kurvenanpassung	S. 55
3.2	Resultate	S. 57
3.2.1	Wahl des Referenzziels	S. 57
3.2.2	Wahl zwischen zwei von der Referenz ver- schiedenen Zielen	S. 61
3.2.3	Effekte der Variation der Echoamplituden auf das Wahlverhalten	S. 66
3.3	Modelle	S. 70
3.3.1	Modellrahmen	S. 70
3.3.2	Eigenschaften der getesteten Modelle	S. 73
3.3.2.1	Zeitdifferenz	S. 74
3.3.2.2	Spektrale Modelle	S. 75
3.3.3	Interne Kriterien zur Beurteilung der Erklärungsleistung	S. 79
3.3.4	Wahlverhalten als Funktion der in den Mo- dellen postulierten kritischen Parameter	S. 81
3.3.5	Spektrale Korrelation II als funktionelle Hypothese	S. 95
4.	Allgemeine Diskussion	S.100
4.0	Zielsetzung	S.100
4.1	Die spektrale Hypothese im Kontext anderer Ergebnisse	S.101
4.2	Zum Simmons'schen Gebrauch der Optimal- empfängertheorie	S.103
5.	Bibliographie	S.112

1. EINFÜHRUNG

..."onde io quasi inclino a credere ... che al difetto degli occhi supplisca un novello organo, o senso, che non abbiám noi e del quale in conseguenza non potremo mai aver idea"...(S.760, SPALLANZANI, 1793)

Schon im ausgehenden 18. Jahrhundert forderte L.Spallanzani für Kleinfledermäuse (Microchiroptera) eine spezifische Sinnesmodalität, die das Sehsystem funktionell zu ersetzen vermag. Tatsächlich stellt die Echoortung (GRIFFIN, 1944) eine Anpassung an die nächtliche Lebensweise dar, die Kleinfledermäuse auch bei völliger Dunkelheit zur Orientierung im Raum und zur Beutejagd befähigt (GRIFFIN, 1958). Die Spezialisierungen in den Lautparametern und der Sendecharakteristik einerseits, in den Eigenschaften des Hörsystems andererseits spiegeln die Einnischung verschiedener Arten in entsprechenden Lebensräumen wider (SIMMONS et al., 1979; SIMMONS & STEIN, 1980; NEUWEILER, 1984) und determinieren die Leistungsfähigkeit dieses aktiven Orientierungssystems für bestimmte Ortungssituationen.

In einer Reihe von Diskriminationsexperimenten ist gezeigt worden, daß das Echoortungssystem den Fledermäusen nicht nur zur Detektion von Objekten dient und Informationen über deren Entfernung, Lage im Raum und Geschwindigkeit liefern kann (SCHNITZLER & HENSON, 1980), sondern auch innere Eigenschaften dieser Objekte abzubilden vermag.

So werden von Eptesicus fuscus Dreiecke anhand ihrer Größe unterschieden, wenn die Flächendifferenz zwischen zwei Objekten 17% oder mehr beträgt (SIMMONS & VERNON, 1971). Ähnliche Unterscheidungsleistungen werden für Zylinder verschiedenen Durchmessers bei Myotis oxygnathus, Noctilio leporinus und Rhinolophus

ferrumequinum, beziehungsweise für Kugeln (Resultate von Konstantinov & Airapetianz, zusammengefaßt in SCHNITZLER & HENSON, 1980) respektive kreisförmige Scheiben verschiedener Größe (FLEISSNER, 1974) bei Rhinolophus ferrumequinum beobachtet.

Auch flächengleiche, flache Objekte variabler äußerer Form können mit Hilfe der Echoortung diskriminiert werden, etwa eine kreisförmige Scheibe von einem Kreuz durch Plecotus auritus (DIJKGRAAF, 1957), Dreiecke, Rechtecke und Kreise durch Myotis oxygnathus (Konstantinov und Akmarova, zusammengefaßt in SCHNITZLER & HENSON, 1980), ein spitzwinkliges Dreieck von einem entsprechenden stumpfwinkligen durch Eptesicus fuscus (SIMMONS & VERNON, 1971) und ein aufrecht stehendes Rechteck von einem liegenden durch Myotis myotis (KRÜGER, 1983).

Was die Unterscheidung dreidimensionaler Objekte betrifft, so hat BRADBURY (1970) für Vampyrum spectrum gezeigt, daß eine Kugel neben einem Ellipsoid erkannt werden kann, das ein annähernd gleich lautes Echo liefert. Eine regelmäßige Anordnung von 7 Metallstäben kann von Konfigurationen mit abweichender Anzahl der Stäbe von Myotis oxygnathus und Rhinolophus ferrumequinum unterschieden werden (Konstantinov et al., zusammengefaßt in SCHNITZLER & HENSON, 1980).

Sogar Objekte mit stark veränderlicher Gestalt, wie in die Luft geworfene Mehlwürmer werden von Myotis lucifugus und Eptesicus fuscus nach entsprechendem Training von anderen Objekten wie Kugeln variabler Größe (WEBSTER & DURLACH, 1963; WEBSTER & BRAZIER, 1965) oder Scheiben verschiedener Dicke (WEBSTER & DURLACH, 1963; GRIFFIN et al., 1965; Griffin, 1967; WEBSTER & BRAZIER, 1968) unterschieden. In umfangreichen Versuchsreihen wurden einmal Mehlwürmer abwechselnd mit anderen Gegenständen angeboten (sukzessive Präsentation), zum anderen mußten Mehlwürmer selektiv aus Wolken von verschiedenen Objekten herausgefangen werden. Im Fall der Scheiben wurden bis zu 90% der Mehlwürmer erbeutet, wo-

bei die Scheiben in bis zu 90% der Versuche vermieden wurden.

Schließlich ist mehrfach gezeigt worden, daß Fledermäuse Material und Oberflächenstruktur ausgedehnter Objekte mit Hilfe ihres Echoortungssystems unterscheiden können. DIJKGRAAF (1946) berichtet von einer Eptesicus serotinus, die eine rechteckige Glasoberfläche von einer in allen übrigen Eigenschaften gleichen, aber mit Samt bespannten unterscheiden konnte, nicht jedoch von einer mit Leinwand überzogenen. Myotis oxygnathus und Rhinolophus ferrumequinum diskriminieren Metalloberflächen (Aluminium, Eisen, Messing) von solchen aus glattem Kunststoff und Sperrholz (Airapetianz & Konstantinov, zusammengefaßt in SCHNITZLER & HENSON, 1980).

Die Lochplattenexperimente von SIMMONS et al. (1974) und HABERSETZER & VOGLER (1983) stellen die bislang einzigen Versuche dar, die Oberflächenstruktur von Objekten systematisch zu variieren. In beiden Studien werden Plexiglasplatten mit in einem regelmäßigen Muster angeordneten Löchern definierter Tiefe angeboten, und die Unterscheidungsleistung der Tiere als Funktion der Lochtiefendifferenz zwischen einer belohnten Referenzplatte und der Testplatte angegeben. Eptesicus fuscus erkennt Tiefendifferenzen von 0.6 mm - 0.9 mm zu einer Referenzplatte mit 8.0 mm Lochtiefe (SIMMONS et al., 1974). Myotis myotis diskriminiert Tiefendifferenzen > 1.0 mm zu einer Referenzplatte mit 8.0 mm, aber von nur 0.8 mm zu einer Referenzplatte mit 4.0 mm Lochtiefe (HABERSETZER & VOGLER, 1983). Die Leistung der Tiere hängt also auch von der absoluten Tiefe der Referenzplatte ab. Für Megaderma lyra werden für eine Referenz mit 8.0 mm Lochtiefe Unterscheidungsleistungen von 1.4 mm angegeben (HABERSETZER & VOGLER, 1983), es wurden allerdings lediglich je zwei Meßpunkte bei zwei Tieren ausgewertet.

Alle hier vorgestellten Untersuchungen zeigen, daß das

Echoortungssystem Kleinfledermäuse zur Erkennung komplexer, statischer Strukturen befähigt. So naheliegend es ist, angesichts der oben beschriebenen Leistungen, die ähnlich bei anderen Säugern vom Sehsystem erbracht werden, von "Bildhören" oder "Acoustic Imaging" (SIMMONS et al., 1979; SIMMONS & STEIN, 1980; SIMMONS & GRINNELL, 1988) zu sprechen, so notwendig erscheint es mir, zu realisieren, daß die Analogie nicht auch ohne weiteres auf die zugrundeliegenden Verarbeitungsprinzipien übertragen werden kann. Die Physik akustischer Signale, die physiologische Abbildung akustischer Reize und die Verwendung eines aktiven Orientierungssystems implizieren wesentliche Unterschiede zwischen "Bildhören" und "Bildsehen".

Dem von echoortenden Fledermäusen genutzten Frequenzbereich von etwa 20 kHz bis 150 kHz entsprechen (für eine Schallgeschwindigkeit $v_s = 340$ m/s) Wellenlängen zwischen 17 mm und 2.3 mm. Die mit Ultraschall physikalisch mögliche räumliche Auflösung ist damit um einen Faktor von etwa 10^4 geringer als die vom Sehsystem aufgrund der dort verwendeten Wellenlängen von 400 nm - 800 nm maximal erreichbare.

Die Wellenlängen der vom Echoortungssystem zur Abbildung von Objekten genutzten Signale liegen in der gleichen Größenordnung wie die interessierenden Strukturen selbst. Während für die Abbildung von Strukturen im Millimeterbereich beim Sehsystem Beugungs- und Interferenzerscheinungen physiologisch vernachlässigt werden können und das Licht durch geradlinige Strahlen charakterisiert werden kann, tragen im Fall der Echoortung gerade die durch Beugung und multiple Reflexionen an den verschiedenen Tiefenebenen des Objekts entstehenden Interferenzfiguren die charakteristische Information: Das Objekt wird räumlich verschmiert abgebildet, seine geometrischen Eigenschaften sind wesentlich in der zeitlichen bzw. spektralen Struktur der Echos enthalten.

Seh- und Hörsystem sind diesen unterschiedlichen physikalischen Bedingungen spezifisch angepaßt:

Raumpunkte werden im Auge auf eine Fläche von Rezeptorzellen projiziert, d.h., wieder auf Ortskoordinaten übertragen, und zeitliche Schwankungen in der Intensität und der Farbe des optischen Musters als zeitliche Veränderung eines zweidimensionalen Erregungsmusters registriert. Die Außenwelt wird in einem vierdimensionalen Raum abgebildet, der durch zwei Ortskoordinaten - nämlich die Lage des Bildpunktes auf der Retina -, die Zeit und die Farbe beschrieben ist.

Dagegen werden auf bestimmte Orte im Innenohr zeitlich variierende akustische Frequenz- und die zugehörigen Phasenmuster abgebildet (PICKLES, 1982). Eine Projektion von Raumpunkten auf Ortskoordinaten findet im einzelnen Ohr nicht statt! Vom Sehsystem in den Ortskoordinaten wahrgenommene Objektparameter wie äußere Gestalt und Oberflächenstruktur werden im Hörsystem deshalb in die verbleibenden Dimensionen abgebildet, also als Frequenzmuster oder aber in Form der dazu physikalisch äquivalenten zeitlichen Feinstruktur erfaßt.

Dies schließt freilich nicht aus, daß auch akustisch eine geometrische Raumrepräsentation erworben werden kann - über die binaurale Verschaltung einerseits, die Ohrcharakteristik und Ohrbewegungen andererseits (SHIMOZAWA et al., 1974; GRINNELL & SCHNITZLER, 1977) -; eine solche Repräsentation ist jedoch immer auf eine Verarbeitung mehrerer "Einzelbilder" angewiesen und in diesem Sinne sekundär. Ein Vorteil des aktiven Orientierungssystems Echoortung mag nun darin bestehen, daß die gerichtete Aussendung einer relativ schmalen Schallkeule ein sukzessives Abtasten des Raumes begünstigt und damit die Rekonstruktion des Raumbildes erleichtert wird (GRINNELL, 1967; SIMMONS, 1969; SHIMOZAWA et al., 1974; SCHNITZLER & GRINNELL, 1977). Allerdings erfassen die Echoortungsrufe dabei neben dem gerade interessierenden Objekt immer auch einen gegebenenfalls vorhandenen Hintergrund. Es treten - zusätzlich zu den auch bei passiven Sinnessystemen vorhan-

denen Störsignalen (Rauschen) - zum Nutzecho kohärente Hintergrundechos auf (sog. Clutter), die bei einem entsprechend geringen Abstand zwischen Objekt und Hintergrund mit dem Nutzecho interferieren. Da der interessierende Gegenstand ja nur eingeschränkt räumlich vom Hintergrund getrennt werden kann, überstrahlen die Hintergrundechos das Nutzecho. Dies kann die Detektion eines statischen Objekts vor akustisch dichten Hintergrund unmöglich machen.

Aus den Besonderheiten des Bildhorens sind zwei Konsequenzen offensichtlich:

Für die Fähigkeit zur Unterscheidung der inneren Eigenschaften von Objekten mittels Echoortung ist ihre geometrische Form von untergeordneter Bedeutung. Alle in den oben beschriebenen Aufgaben angebotenen Objekte führen zu ähnlichen Modifikationen in den Echos und könnten daher aufgrund derselben Verarbeitungsmechanismen gelöst werden.

Einfach zu parametrisierende Variationen in der geometrischen Struktur können zu komplexen Änderungen in den für die Unterscheidungsleistung relevanten akustischen Merkmalen führen. Die Wahl geometrisch einfacher Objekte garantiert damit keineswegs auch geteilte Aussagen über die Verarbeitungsprinzipien.

Wie nun lassen sich die in den oben beschriebenen Aufgaben erbrachten Unterscheidungsleistungen verstehen? Einmal kommt eine Unterscheidung des Gesamtechocharakters in Betracht: Dazu müßten die Fledermäuse die Echointensität über den von ihrem laut überstrichenen Frequenzbereich mitteln und die Resultate für die angebotenen Gegenstände miteinander vergleichen. Diese Hypothese wird zur Erklärung der Größenunterscheidung herangezogen (SIMMONS & VERNON, 1971; Konstantinov & Alrapetian, zusammengefaßt in SCHNITTLER & HENSON, 1980; FLEISSNER, 1974), aber auch für die Differenzierung zwischen Kugel und Ellipsoid (BRAD-BURY, 1970) diskutiert. Die Fledermäuse müßten dabei

Unterschiede im Echoschalldruck von 1.5 dB - 3 dB wahrnehmen können.

Zum zweiten könnte die durch die Objekte modifizierte spektrale Zusammensetzung der Echos zur Diskrimination genutzt werden (JOHNSON, 1980). Sowohl BRADBURY (1970), als auch GRIFFIN (1967) und SIMMONS et al. (1974) zeigen, daß die jeweils angebotenen Objekte markante Unterschiede in ihren Reflexionsspektren aufweisen. Explizite und damit testbare Modellvorstellungen, auf welche Weise die Tiere die spektralen Charakteristika zur Unterscheidung nutzen könnten, werden jedoch in diesen Arbeiten nicht vorgeschlagen. Immerhin hat JOHNSON (1980) demonstriert, daß bei einem günstigen Signal - Rauschverhältnis bereits ein Filterbankempfänger mit 5 Frequenzbändern ausreichen würde, um verschiedene Zylinder und Kugeln eindeutig identifizieren zu können. Schließlich könnten die Echos auch anhand ihrer zeitlichen Feinstruktur voneinander unterschieden werden. Das Hörsystem müßte dazu über eine zeitliche Auflösung im Bereich von wenigen Mikrosekunden verfügen. Nach der Optimalempfängertheorie (GLASER, 1974; BEUTER, 1976; SIMMONS, 1973) wird diese hohe Zeitauflösung durch die Kreuzkorrelation zwischen einer Replik des ausgesandten Signals und den zurückkehrenden Echos erreicht, die bei der Benutzung frequenzmodulierter Pulse (STROTHER, 1967) - wie sie echoortende Fledermäuse zur Entfernungsmessung und bei der Strukturunterscheidung verwenden - zu zeitlich scharf abgestimmten Korrelationsmaxima führt. Die Korrelationsmaxima würden sich entsprechend der Tiefenstruktur der Objekte relativ zueinander verschieben und könnten ähnlich wie spektrale Muster miteinander verglichen werden. Die große Anziehungskraft dieser Theorie besteht in dem Anspruch, die Abbildung von geometrischen Eigenschaften der Außenwelt durch Echoortung mit einem einzigen Prinzip erklären zu können: Entfernungsmessung und Entfernungsauflösung (zur Begriffsbildung vgl. SCHNITZLER et al., 1985) genauso wie Winkelunterscheidung und Strukturauflösung (SIMMONS & STEIN, 1980) würden auf denselben Verarbei-

tungsmechanismen beruhen. Ein großes Problem für den postulierten, im Zeitbereich arbeitenden Optimalempfänger (SIMMONS, 1971; SIMMONS, 1973; SIMMONS, 1979; SIMMONS & STEIN, 1980; SIMMONS, 1980; SIMMONS & GRINNELL, 1988) ist die Forderung nach der Erhaltung der Phase für Frequenzen im Ultraschallbereich bei der Übertragung vom Rezeptor auf die nachgeschalteten Neurone. Physiologische Nachweise für eine solche Phasenerhaltung liegen bislang nicht vor.

BEUTER (1980) hat aus diesem Grund ein duales Modell für die Abbildung geometrischer Eigenschaften mit Hilfe der Echoortung vorgeschlagen, das eine kritische Zeitauflösung von etwa 100 μ s annimmt, die der Präzision neuronaler Zeitmessung entspricht, wie sie monaural nachweisbar ist. Nach dieser Vorstellung würden Laufzeitunterschiede über dem kritischen Wert von 100 μ s direkt zeitlich kodiert, zur Auflösung der zeitlichen Feinstruktur der Echos aber ihre spektrale Zusammensetzung analysiert. Damit würden Entfernungsmessung und die Wahrnehmung innerer Eigenschaften ausgedehnter Objekte auf verschiedenen Verarbeitungsmechanismen beruhen.

Die Frage nach den von den Tieren in den oben erwähnten Aufgaben tatsächlich benutzten akustischen Merkmalen kann bislang nicht zufriedenstellend beantwortet werden. Da die Optimalempfängertheorie zudem nicht zur Erklärung der Phänomene herangezogen werden kann, weil sich zentrale Annahmen, die das Verhalten eines Tiers betreffen, das über einen solchen Empfänger verfügt, bei näherer Betrachtung als unhaltbar erweisen (MENNE & HACKBARTH, 1986; vgl. 4.2), und umgekehrt eine Reihe von anderen Empfängertypen die geforderten Leistungen auch erbringen könnte (HACKBARTH, 1986), gilt es, Experimente zu finden, deren Ergebnisse es zumindest gestatten, bestimmte Empfängertypen plausibler als andere erscheinen zu lassen.

In der vorliegenden Arbeit wird das Strukturunterscheidungsvermögen durch Echoortung am Beispiel des Indischen Falschen Vampirs, Megaderma lyra, näher untersucht.

Megaderma lyra ist ein Bodenjäger, der seiner Beute (Insekten, aber auch kleinen Wirbeltieren wie Fröschen und Mäusen) von einer Warte aus auflauert. Die Tiere senden kurze (ca. 500 μ s), abwärts modulierte Laute geringer Intensität (maximaler Signalschalldruck ca. 80 dB SPL) durch die Nase aus, die harmonisch strukturiert sind; die Grundschiwingung ist meist unterdrückt, die Hauptenergie der Signale liegt üblicherweise in der dritten und vierten Harmonischen (MÖHRES & NEUWEILER, 1966; BEUTER, 1976). Die Verwendung dieses Lauttyps (vgl. SIMMONS et al., 1979) zusammen mit dem zwischen 16 kHz und 90 kHz extrem empfindlichen Gehör der Tiere (SCHMIDT et al., 1983) lassen das Echoortungssystem von Megaderma lyra für die Unterscheidung von strukturierten Objekten besonders geeignet erscheinen. Andererseits dürfte gerade bei einem Bodenjäger "Clutter" die Möglichkeiten der Echoortung zur Beutejagd begrenzen. Da die Tiere außerdem über ein gut entwickeltes Sehvermögen (KRÜGER, 1982) und die Fähigkeit zur passiv akustischen Orientierung (FIEDLER, 1979) verfügen, soll im ersten Teil dieser Arbeit gezeigt werden, daß die Tiere tatsächlich in der Lage sind, mit ihrem Echoortungssystem zufällig strukturierte Oberflächen zu diskriminieren, wie sie ähnlich auch in ihrem natürlichen Lebensraum vorhanden sein könnten.

Im zweiten Teil der Arbeit wird dann das Auflösungsvermögen für Strukturen mit einfach beschreibbaren akustischen Eigenschaften ermittelt, was Rückschlüsse auf die zugrundeliegenden Verarbeitungsmechanismen ermöglicht.

2. UNTERSCHIEDUNG RAUHER OBERFLÄCHEN

2.0 ZIELSETZUNG

Für Megaderma lyra liegen bislang mit Ausnahme der in HABERSETZER & VOGLER (1983) erwähnten Unterscheidung von Lochplatten verschiedener Tiefe keine Daten zur Erkennung strukturierter Objekte durch Echoortung vor. Die nicht näher präzisierten Randbedingungen bei der Bestimmung der Unterscheidungsleistung, die wenigen angegebenen Meßwerte, und die Inkonsistenz im Antwortverhalten der Tiere, auf die besonders hingewiesen wird, lassen diesen Beobachtungen den Status von Vorversuchen zukommen.

Zudem erscheint die Verwendung von Lochplatten problematisch: Die regelmäßige Anordnung von Löchern identischer Tiefe erzeugt Interferenzbilder, die - anders als diejenigen von in der natürlichen Umgebung der Tiere anzutreffenden irregulären Strukturen - nicht nur eine spektrale bzw. zeitliche, sondern auch eine distinkte räumliche Struktur aufweisen, die den Fledermäusen zusätzliche Informationen für ihre Entscheidungen liefern könnte.

Im folgenden soll nachgewiesen werden, daß Megaderma lyra Oberflächen verschiedener Rauigkeit, das heißt mit unterschiedlicher mittlerer Strukturtiefe, unter ausschließlicher Benutzung der Echoortung voneinander unterscheiden kann. Zusätzlich werden die Reflexionseigenschaften der angebotenen rauen Oberflächen kurz charakterisiert, um die Merkmale darzustellen, die den Tieren für die Unterscheidung zur Verfügung stehen.

2.1 MATERIAL UND METHODEN

2.1.1 Ziele

2.1.1.1 Herstellung und geometrische Eigenschaften

Als Objekte mit zufällig strukturierter Oberfläche variabler Rauigkeit wurden mit Sand beschichtete Teller aus Epoxidharz (Dikopox GL) verwendet.

Die Oberfläche der Teller ist parabolisch konkav, die - optisch bestimmte - Brennweite der unbeschichteten Träger beträgt 1.48 m ($\pm$ 2.5 cm). Um die Krümmung zu erzeugen, wurde bei der Herstellung der Teller die Form mit dem flüssigen Harzgemisch mit konstanter Geschwindigkeit um ihre Achse rotiert. Die für die Bestimmung der Unterscheidungsleistung angebotenen Teller hatten einen Durchmesser von 21.3 cm, zur Andressur fanden daneben auch kleinere mit 10 cm, 13 cm, 16 cm und 18 cm Durchmesser Verwendung.

Die Träger wurden mit einer Lage gesiebten Quarzsands beklebt. Fünf Größenklassen lassen sich unterscheiden. Mindestens zwei Teller wurden für jede Größenklasse angefertigt: Dabei wurden für Sand gleicher mittlerer Korngröße Träger mit möglichst übereinstimmendem Brennpunkt ausgewählt; die beiden Träger, deren Brennpunkt am geringsten von 1.48 m abwich, wurden mit dem feinsten Sand beschichtet.

Klasse	Mittlere Korngröße (MGS) mm	Streubreite mm	Bemerkung
1	$\approx$ 0.4	0.0 - 0.4	Referenzziel
2	1.5	1.0 - 2.0	Testziel
3	2.5	2.0 - 3.0	Testziel
4	3.8	3.0 - 4.7	Testziel
5	6.4	4.8 - 8.0	Testziel

Tabelle 2.1: Übersicht über die verwendeten Korngrößen.
Die Streubreite gibt die möglichen Extremwerte eines Sandkorns für die jeweiligen Klassen an.

2.1.1.2 Bestimmung der akustischen Eigenschaften

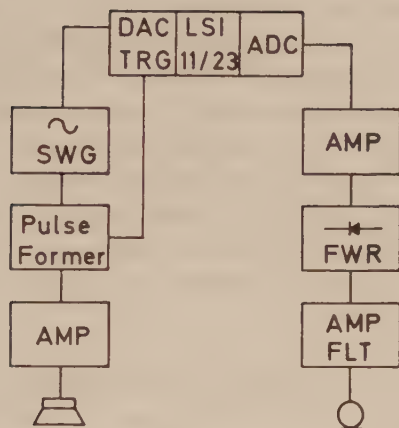
Die Reflexionseigenschaften der 10 zur Bestimmung der Unterscheidungsleistung verwendeten Sandteller wurden mit Hilfe der in Abb.2.1 skizzierten Apparatur aus einer Entfernung von 1.48 m ermittelt. Bei der Echoaufzeichnung lag der Tellermittelpunkt in der akustischen Achse des Meßsystems. Als Ausgangsstellung (0°) wird diejenige Position bezeichnet, bei der die akustische Achse mit der Achse der Tellerparaboloide zusammenfällt und die Teller so orientiert (oben/unten) sind, wie sie dem Tier im Experiment erscheinen.

Das Meßmikrophon befand sich direkt über dem Lautsprecher und war durch eine Lage Schaumstoff von diesem abgeschirmt. Zur Bestimmung des auf das Ziel auftreffenden Signalschalldrucks wurde der Sandteller durch das Meßmikrophon ersetzt. Tellerechos wurden für die im Versuch vorliegende Orientierung der Ziele und für um 90° um die akustische Achse gedrehte Teller gemessen. Ferner wurden die Ziele in 2° -Schritten (-6° bis $+6^\circ$) um die Ausgangsstellung gegiert, um die Reflexionseigenschaften in Abhängigkeit vom Einfallswinkel bezüglich der akustischen Achse zu bestimmen.

Zur Beschallung wurden trapezförmige Reintonpulse von 4 ms Dauer mit 1 ms Anstiegs- bzw. Abfallszeiten der Flanken generiert. Signalschalldrucke von bis zu 110 dB SPL konnten erreicht werden. Die Reflexivität der Sandteller wurde zwischen 20 kHz und 110 kHz in 200 Hz-Schritten gemessen.

Die Steuerung der Schallaussendung sowie die Echoaufzeichnung und -auswertung erfolgte mit Hilfe eines LSI 11/23 Computers (Programme M.Betz). Die Pulsfolgenzeiten waren so gewählt, daß die ausgesandten Pulse nicht mit den Echos überlappten, was eine störungsfreie Messung des Echoschalldrucks ermöglichte.

Zur Darstellung der Reflexivität der Teller sind die



Echo Recording Equipment

Abb.2.1: Blockschaltbild der Apparatur zur Bestimmung der Reflexivität der Sandteller. Zur Beschallung der Teller wird ein Reinton variabler Frequenz (SWG; Funktionsgenerator Grundig TG 1000 mit VCO-eingang) mit einem trapezförmigen Puls multipliziert (Pulse Former; Eigenbau) und das fertig gemischte Signal über einen Leistungsverstärker (AMP; B&K Typ 2713) dem mit 200 V DC Vorspannung betriebenen Kondensatorlautsprecher zugeführt. Die Frequenzeinstellung und der Triggerzeitpunkt für den Beginn eines Pulses werden vom Rechner gesteuert (DAC/TRG; LSI 11/23). Als Maß für die Echoamplituden werden die Hüllkurven der gefilterten und verstärkten Echopulse (AMP,FLT; 1/4" Mikrophon B&K Typ 4135 mit Meßverstärker Typ 2610; Bandpaßfilter Wavetek Model 442) gebildet (FWR; Eigenbau) und die erhaltenen Amplituden nach weiterer Verstärkung (AMP; Philips PM 5174) über den A/D-wandler (ADC) dem Rechner zur Auswertung übergeben; weitere Erläuterungen vgl. 2.1.1.2

gemessenen Echoamplituden entweder auf das auf den Teller auftreffende Signal bezogen oder relativ zur Amplitude des bei der gleichen Frequenz von einem Referenzziel ($MGS \approx 0.4 \text{ mm}$) zurückkommenden Echos im Pegelmaß (dB) angegeben. Bei diesen beiden Bezugsgrößen geht die Übertragungscharakteristik des Meßsystems ebenso ein wie bei der Meßgröße selbst; daher geben die in Abb.2.2 mit Abb.2.4 angegebenen Frequenzgänge die Reflexivität der Sandteller unabhängig vom vermessenden System an. Von einer - zunächst naheliegenden - Beschallung der Teller mit Breitbandsignalen und einer anschließenden Spektralanalyse wurde abgesehen, da unter den gegebenen Bedingungen die Dynamik des Meßsystems weniger als 30 dB betragen hätte.

2.1.1.3 Resultate der Beschallungsexperimente

Bei der Reflexion an den Sandtellern erhalten die Echos eine charakteristische Färbung; die Variabilität in den Reflexionseigenschaften für Teller identischer Körnung, sowie ihre Abhängigkeit von der mittleren Korngröße MGS und vom Einfallswinkel des Signals werden im folgenden exemplarisch dargestellt.

Einerseits wurden die spektralen Antwortmuster desselben Tellers in zwei verschiedenen Orientierungen, andererseits die von jeweils zwei Tellern gleicher mittlerer Korngröße in der Ausgangsstellung (0°) miteinander verglichen. Die Variabilität in den Reflexionseigenschaften ist für beide Fälle ähnlich. Abb.2.2 gibt die Reflexivität der beiden verwendeten Referenzziele in der Ausgangsstellung an. Es treten breite Abschwächungsmaxima auf. Die spektrale Abschwächung liegt für die beiden Referenzziele zwischen 3 dB und 20 dB; im Bereich um 100 kHz ist sie am markantesten. Das Minimum in den Echoamplituden liegt für die beiden Ziele nahezu 10 kHz voneinander entfernt und ist für das in Abb.2.2 b gezeigte Referenzziel schärfer abgestimmt und um 6 dB niedriger. Die Unterschiede in

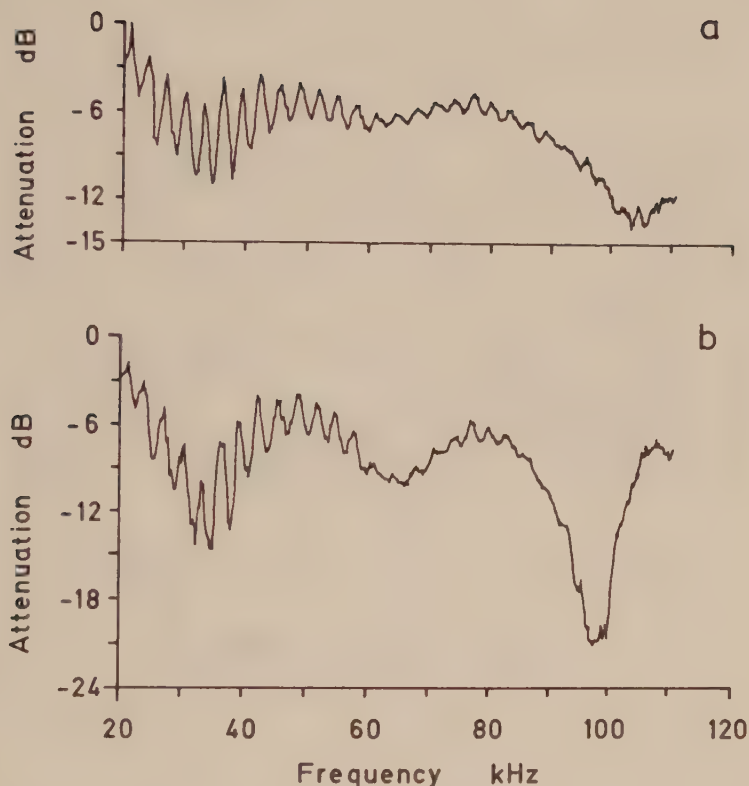


Abb.2.2: Reflexivität der Sandteller. Die spektrale Abschwächung der beiden belohnten Referenzziele mit einer mittleren Korngröße MGS von etwa 0.4 mm ist in a bzw. b bezüglich zum ausgesandten Signal dargestellt. Der jeweilige Sandteller (Ausgangsstellung 0°) liegt in der akustischen Achse des zur Beschallung verwendeten Lautsprechers. Beide Ziele weisen prominente Einbrüche bei hohen Frequenzen auf (Minimum bei 95 kHz in b, 105 kHz in a). Die im niederfrequenten Bereich überlagerten Oszillationen sind dagegen nicht zielspezifisch, sondern auf die Ausbildung stehender Wellen bei der Aufzeichnung des als Bezugswert verwendeten, ausgesandten Signals zurückzuführen.

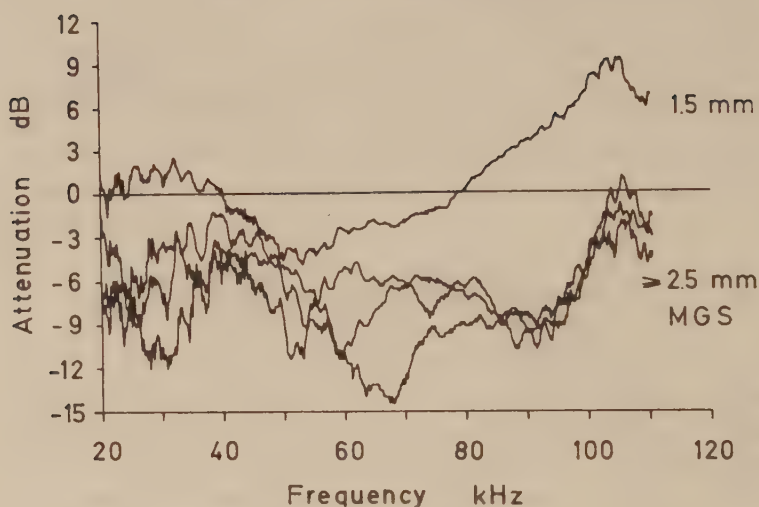


Abb.2.3: Reflexionsstärke und spektrale Zusammensetzung der Echos für Sandteller verschiedener Körnung. Die spektrale Abschwächung in der akustischen Achse ist für vier verwendete Testziele verschiedener Körnung bezogen auf die Reflexivität eines Referenzziels dargestellt. Die horizontale Linie bei 0 dB bezeichnet entsprechend die Reflexivität dieses Referenzziels. Während die spektrale Zusammensetzung der Echos von einem Ziel mit einer mittleren Körnung MGS = 1.5 mm von der der Referenz abweicht, die Gesamtintensität des Echos in der akustischen Achse aber mit der des Referenzziels vergleichbar ist, liegt die Gesamtintensität für Testziele mit MGS ≥ 2.5 mm deutlich unter der des Referenzziels; sie könnte also ebenfalls zur Unterscheidung dieser Teller von der Referenz herangezogen werden.

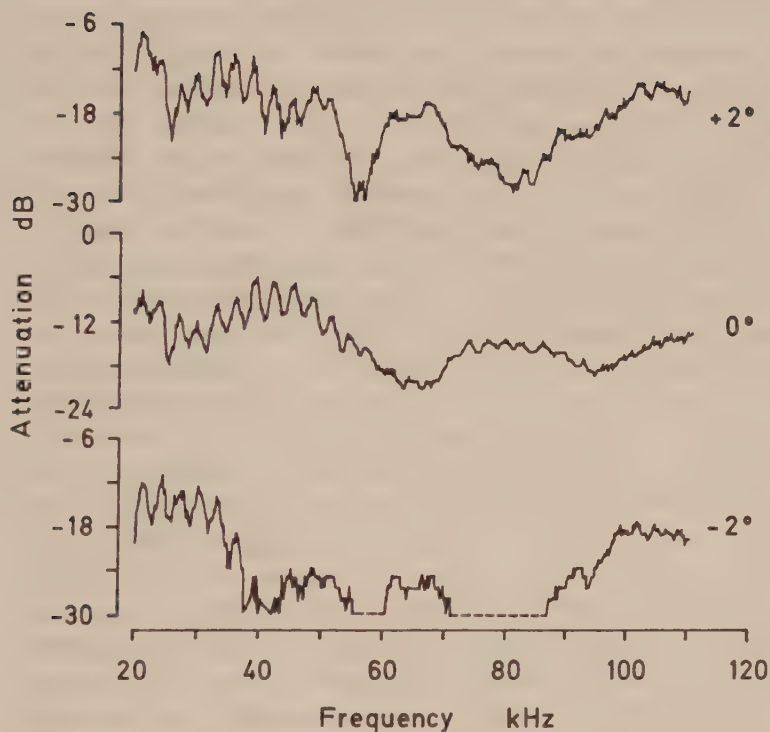


Abb.2.4: Reflexionseigenschaften der Sandteller für verschiedene Einfallswinkel des Schalls. Die spektrale Abschwächung eines Ziels mit einer mittleren Korngröße $MGS = 6.4 \text{ mm}$ ist für Gierwinkel von 0° und $\pm 2^\circ$ bezüglich der Ausgangsstellung dargestellt; Abschwächungen sind relativ zum ausgesandten Signal angegeben. Die Reflexivität ist in der akustischen Achse am höchsten. Zusätzlich treten symmetrisch zur Achse Seitenzipfel mit anderer spektraler Zusammensetzung auf; weitere Erläuterungen vgl. Abb.2.2.

den Reflexionsmustern sind reproduzierbar; sie dürften auf Abweichungen in der Geometrie der Träger sowie - besonders bei der Verwendung grobkörnigen Sandes - die individuelle Verteilung der Sandkörner auf den Trägern zurückzuführen sein.

Beim Vergleich von Tellern verschiedener Körnung in der Ausgangsstellung werden zwei Effekte deutlich, die von der mittleren Korngröße MGS abhängen (vgl. Abb.2.3):

(1) Die Position der relativen Minima und Maxima im spektralen Antwortmuster ist eine Funktion der mittleren Korngröße MGS; mit zunehmender Korngröße taucht das erste Reflexionsminimum bei tieferen Frequenzen auf.

(2) Für ein breitbandiges Signal nimmt die Gesamtechointensität in Richtung der akustischen Achse mit zunehmender Korngröße ab: Betragen die spektralen Abschwächungen für die Referenzziele zwischen 3 dB und 20 dB, werden für Ziele mit einer mittleren Körnung $MGS = 6.4 \text{ mm}$ Abschwächungen um 6 dB bis 30 dB gemessen! Die mittlere Korngröße MGS bestimmt auch die Reflexionseigenschaften für verschiedene Einfallswinkel des Schalls. Für Ziele mit kleiner mittlerer Korngröße ($MGS \approx 0.4 \text{ mm}$, $MGS = 1.5 \text{ mm}$) ist die Echoenergie in Richtung der akustischen Achse konzentriert.; sie nimmt innerhalb eines Gierwinkels von $\pm 4^\circ$ allmählich um mehr als 30 dB ab. Mit zunehmender Korngröße treten dagegen deutliche Seitenzipfel auf, deren spektrale Zusammensetzung sich symmetrisch zur Ausgangsstellung mit dem Einfallswinkel ändert. Abb.2.4 gibt entsprechende Frequenzantworten für ein Ziel mit einer mittleren Körnung $MGS = 6.4 \text{ mm}$ an.

Die Sandteller weisen also eine Reihe von Merkmalen auf, die mit der mittleren Korngröße korrelieren. Für die Lösung der unten (vgl.2.1.2 Versuchsdurchführung) beschriebenen Diskriminationsaufgabe bietet sich den Tieren sowohl

- (1) die Unterscheidung der Gesamtechointensität, als auch
- (2) die Auswertung der spektralen Zusammensetzung der

Echos, das heißt der Klangfarbe, an, wobei sich die Tiere auf bestimmte Spektralbereiche konzentrieren könnten.

(3) Daneben könnte auch die räumliche Verteilung der Echointensitäten zur Unterscheidung der verschiedenen Teller herangezogen werden.

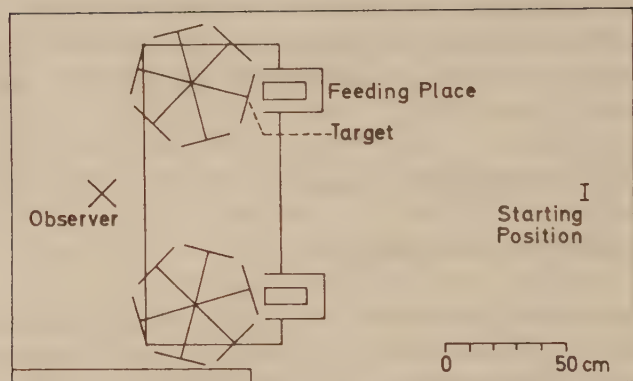
Aufgrund der Beschaffenheit der angebotenen Ziele erscheint dagegen eine Verwertung der Zeitstruktur der Echos durch die Fledermäuse als sehr unwahrscheinlich. Die Sandkörner haben Durchmesser in der Größenordnung der von den Tieren genutzten Wellenlängen und sind irregulär geformt: Das Signal wird folglich an vielen, eng benachbarten Tiefenebenen reflektiert und die Korrelationsmaxima bei einem im Zeitbereich arbeitenden Optimalempfänger wären stark verbreitert und somit schwer erkennbar.

2.1.2 Versuchsdurchführung

2.1.2.1 Versuchsanordnung

Die Versuche fanden in einem mit Gaze bespannten Flugkäfig (2.60 m x 1.60 m x 1.90 m) statt, der in einer für den niederfrequenten Bereich schalltoten Kammer aufgebaut war. Zur Beleuchtung diente eine direkt auf die Fledermaus gerichtete Dunkelkammer-Rotlichtlampe (12 W); in diesem Licht waren die Ziele für den dunkeladaptierten menschlichen Beobachter von der Startposition der Tiere aus nicht auszumachen. Zusätzlich wurden Kontrollversuche durchgeführt, bei denen während der Seitenwahl der Tiere völlige Dunkelheit herrschte. Der Versuchsaufbau innerhalb des Flugkäfigs entsprach Abb.2.5:

Die Zweifachwahlapparatur bestand aus zwei auf das Tier in der Startposition (Starting Position) ausgerichteten Sandtellern (Target) und den diesen zugeordneten Futterklappen (Feeding Place). Tisch und Futterklappen waren zur Echodämmung mit Schaumstoff bzw. Watte verklei-



Set Up - Real Target Experiment

Abb.2.5: Flugkäfig und Versuchsaufbau. Die Futterklappen werden vom Beobachter mittels Plastikfäden geöffnet. Der Kopf des Tiers liegt in der Rotationsachse der jeweils angebotenen Sandteller. Der Abflugort liegt 100 cm höher als die Futterklappen. Die Tiere müssen entsprechend einen Winkel von 42° abwärts fliegen. Man beachte, daß die vom Tier abgewandten Teller aufgrund der Geometrie der Versuchsanordnung nicht zu den Objektechos beitragen können.

det. Der Winkel zwischen den beiden Tellermittelpunkten betrug von der Startposition aus 32° , der Abstand zwischen den Tellermittelpunkten und dem Kopf der Fledermaus 1.48 m, so daß sich die Fledermaus etwa im Brennpunkt der beiden Ziele befand. Durch diese Anordnung wurde eine Verstärkung der zum Tier zurückkehrenden Echos erreicht.

Jeweils sechs Ziele waren auf zwei Radmechanismen montiert, die über Elektromotoren angesteuert wurden (Eigenbau, Feinmechanische Werkstatt des Zoologischen Instituts). Während eines Versuchstags konnten damit Teller verschiedener Rauigkeit in beliebiger Reihenfolge ohne Zeitverzögerung angeboten werden. Die Ausrichtung der Tellermittelpunkte auf die Fledermaus erfolgte für alle Kombinationen mit $\pm 0.5^\circ$ Genauigkeit. Die Tiere wurden einzeln darauf dressiert, in Richtung der beiden angebotenen Ziele zu orten und sich noch an der Abflugstange für einen der beiden Teller zu entscheiden. Andressierte Tiere pendelten dabei wiederholt um die Körperlängsachse, konzentrierten sich also abwechselnd auf das linke und das rechte Ziel.

Die Fledermäuse zeigten ihre Wahl an, indem sie geradlinig auf eines der beiden Objekte zuflogen und über der entsprechenden Futterklappe rüttelten. Eine richtige Entscheidung der Tiere wurde durch Öffnen der Futterklappe belohnt: Das Tier konnte ein Maul voll Mehlwürmer entnehmen, die es - an die Startposition zurückgekehrt - auffraß.

2.1.2.2 Datenaufnahme

Bei der Datenerhebung sollte sichergestellt sein, daß die Tiere nur die in den von den Sandtellern zurückgeworfenen Echos enthaltene Information für ihre Entscheidung heranziehen konnten. Passiv akustisches, optisches oder olfaktorisches Erkennen des Referenzziels muß entsprechend unmöglich sein.

Um Entscheidungen der Tiere aufgrund des Laufgeräuschs der Radmechanismen ausschließen zu können, wurden die

Teller auch dann bewegt, wenn dieselbe Kombination mehrfach hintereinander offeriert wurde; zusätzlich wurde die Position der Teller auf den Radmechanismen zwischen Versuchstagen häufig variiert. Bei den Dunkelkontrollen wurde die Beleuchtung lediglich zur Registrierung der Meßergebnisse eingeschaltet; nicht nur die Entscheidungen der Tiere, sondern auch die Einstellung neuer Zielkombinationen erfolgte im Dunklen. Unabhängig von der Position des Referenzziels enthielten immer beide Futterquellen Mehlwürmer, so daß auch von dieser Seite passiv akustische oder olfaktorische Information nicht als Entscheidungshilfe in Betracht kommt.

Ferner sollte ein systematischer Einfluß der Tagesmotivation der Tiere auf die Meßergebnisse vermieden werden, aber auch keine Auswahl von Meßdaten stattfinden, die ganz abgesehen von der Subjektivität eines solchen Auswahlverfahrens die pro Tag auswertbare Anzahl von Versuchsdurchgängen noch verringern würde.

Zur Bestimmung der Unterscheidungsleistung wurden an jedem Versuchstag die beiden belohnten Referenzziele mit Testzielen aus allen anderen Größenklassen kombiniert. Kombinationen mit der gleichen Korngrößendifferenz zwischen den beiden Zielen wurden in der Regel nicht mehr als viermal hintereinander angeboten, so daß einfache und schwierige Aufgaben laufend miteinander abwechselten. Die Seite, auf der das Referenzziel jeweils erschien, wurde mit Hilfe von Pseudozufallszahlen vor Versuchsbeginn festgelegt. Das Referenzziel tauchte im Mittel rechts und links gleich häufig auf und wurde höchstens viermal hintereinander auf einer Seite angeboten, um die Ausbildung von Seitenpräferenzen zu verhindern.

Alle an einem Versuchstag von einem Tier absolvierten Anflüge (zwischen 20 und 40) wurden gewertet. Das Versuchsende bestimmten die Tiere selbst: Sie kehrten nicht mehr an die Startposition zurück oder verweigerten den Abflug.

Mit den 10 für die Messungen verwendeten Tellern wurden insgesamt 9 Versuchsserien durchgeführt. Jede Serie umfaßte mehrere aufeinander folgende Versuchstage, in denen die Orientierung und Zusammenstellung der Ziele, die auf jedem Radmechanismus montiert waren, beibehalten wurden. In den verschiedenen Serien wurde dagegen die Orientierung der Sandteller (0°, und 180° um die Achse Fledermaus - Tellermittelpunkt rotiert) und die Zusammenstellung der Ziele variiert.

2.1.3 Tiere und Andressur

2.1.3.1 Tiere

Vier Megaderma lyra (Geoffroy, 1810; 2 ♂, 2 ♀) wurden verwendet. Drei der Tiere stammten aus Madurai (Südin-dien), ein Tier wurde in München gezüchtet. Es war bei Dressurbeginn 11 Monate alt; das Alter der Wildfänge ist unbekannt.

Die drei aus Madurai stammenden Tiere verfügten über Dressurerfahrung aus Zweifachwahlversuchen zur Hörschwelle im niederfrequenten Bereich, das Jungtier war naiv. Da weder die Vorerfahrung noch das Geschlecht der Tiere für das erfolgreiche Lösen der Aufgabe eine Rolle spielte, wird im folgenden auf diesbezügliche Angaben verzichtet. Die Tiere wurden einmal wöchentlich gewogen. Das Normalgewicht, das vor Dressurbeginn individuell bestimmt wurde (30 g - 36 g), wurde abweichend von üblichen Dressurtechniken nie um mehr als 10% unterschritten, da sich ausgehungerte Tiere nicht als kooperativ erweisen.

Die Tiere erhielten prinzipiell nur im Experiment Futter (Larven von Tenebrio molitor). Spätestens alle zwei Wochen wurde eine Maus zugefüttert, und ein Ruhetag eingelegt.

Die Tiere wurden bei schwachem Dauerlicht (15 W Birne) in einem Kellerraum freifliegend gehalten (Raumtemperatur 26° C). Wasser stand dauernd zur Verfügung.

2.1.3.2 Andressur

Andressurziel

Die Tiere sollten darauf dressiert werden, die zwei belohnten Referenzziele mit einer mittleren Korngröße $MGS \approx 0.4 \text{ mm}$ von Testzielen mit anderer Körnung zu unterscheiden. Drei Individuen lernten die Aufgabe.

Stufen der Andressur

Die Andressur erfolgte in drei Schritten:

Im ersten Dressurschritt erlernten die Tiere den Versuchsablauf, das heißt die Nutzung beider Futterquellen sowie die selbständige Rückkehr zur Abflugstange, und das geforderte Bewegungsmuster. Ein geradliniger Anflug an die jeweils geöffnete Futterquelle wurde mit Mehlwürmern belohnt.

Im zweiten Dressurschritt sollten die Fledermäuse die Belohnung mit den beiden Referenzzielen assoziieren (operante Konditionierung). Dazu wurden die Referenzziele auf einer der beiden Seiten geboten und die Wahl dieser Seite belohnt. Nach 24 - 31 Tage hatten alle vier Individuen diese Detektionsaufgabe gelernt.

Im dritten Dressurschritt mußten die Tiere die Referenzziele anhand ihrer Oberfläche von Testzielen anderer Rauigkeit unterscheiden. Bei drei der Tiere wurde dabei der Durchmesser der Testziele mit einer mittleren Körnung $MGS = 6.4 \text{ mm}$ stufenweise an den Durchmesser des Referenzziels (21.3 cm) herangeführt (10 cm, 13 cm, 16 cm, 18 cm Durchmesser), um mit der deutlich unterschiedlichen Echointensität zwischen den beiden Zielen zunächst ein einfaches Unterscheidungskriterium zu bieten (Fading, vgl. HEILMANN-RUDOLF, 1984). Die beiden erfolgreich dressierten Fledermäuse unterschieden nach 38 bzw. 49 Sitzungen Teller gleichen Durchmessers mit einer mittleren Körnung $MGS = 6.4 \text{ mm}$ von den Referenzzielen. Um stabile Leistungen der Tiere garantieren zu können, wurden diese Zielkombinationen noch 26 Tage ausschließlich angeboten.

Das dritte Tier zeigte für Testziele ab 13 cm Durchmes-

ser keinen Lerneffekt mehr. Die Dressur wurde daher abgebrochen.

Ein viertes - später in Dressur genommenes - Individuum wurde dagegen sofort, nachdem es die Detektionsaufgabe (zweiter Dressurschritt) gelernt hatte, mit Testzielen einer mittleren Körnung $MGS = 6.4 \text{ mm}$ und 21.3 cm Durchmesser konfrontiert, die es nach 21 Sitzungen von den Referenzzielen diskriminieren konnte. Die Andressurdauer war also erheblich verkürzt. Aufgrund dieser Ergebnisse wurde bei der Andressur auf strukturierte Phantomziele (vgl. 3.1.3.2 Andressur) zunächst versucht, auf eine Fadingprozedur zu verzichten. Dies erwies sich jedoch in jenem Fall nicht als praktikabel; allerdings wurde das hier erfolgreich dressierte Tier auch nicht verwendet.

2.1.4 Datenauswertung

Zur Darstellung der Unterscheidungsleistung wird als Maß für die Rauhigkeit die mittlere Körnung MGS der Sandteller benutzt. Damit wird freilich nicht der Anspruch erhoben, daß eine "mittlere Körnung" in irgendeiner Weise von den Tieren aus den Echos rekonstruiert wird; lediglich eine grobe Korrelation zwischen dem für die Tiere kritischen Parameter und der mittleren Körnung wird angenommen. Die Andressur auf zwei Referenzziele zwar gleicher Körnung, aber mit den in Abb.2.2 gezeigten unterschiedlichen Reflexionseigenschaften beim gleichen Beschallungswinkel läßt es zunächst nahelegend erscheinen, das Antwortverhalten für die beiden Referenzziele getrennt auszuwerten. Da jedoch das Wahlverhalten für die beiden Testziele gleich war, wird die hier gewählte Auftragung der Unterscheidungsleistung als Funktion der Korngrößendifferenz zwischen Referenz- und Testzielen durch die Erfahrung gerechtfertigt.

Jeder Datenpunkt gibt den in einer Versuchsserie erreichten Anteil an Richtigwahlen p_i für eine bestimmte mittlere Korngrößendifferenz ΔMGS zwischen

Test- und Referenzzielen an, der nach

$$(0) \quad p_i = \frac{n_{\text{correct}}}{n_{\text{total}}} 100 \%$$

berechnet wurde (n_{correct} = Anzahl der Richtigwahlen, n_{total} = Anzahl der Anflüge).

Den Datenpunkten liegen in der Regel mindestens 30 Anflüge zugrunde, oft erheblich mehr. Für diese Stichprobengröße sind 75% Richtigwahlen signifikant verschieden von der Zufallswahl mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $< 1\%$ (KOLLER, 1967).

Die für 75% Richtigwahlen interpolierte Korngrößendifferenz wird entsprechend als Schwellenwert für die Unterscheidung von rauhen, zufällig strukturierten Oberflächen angegeben. Auf eine Kurvenanpassung wie in 3.1.4.3 (vgl. auch SCHMIDT, 1983) wird verzichtet, da diese Vermutungen über die vom Tier genutzten, kritischen Parameter voraussetzt, die hier aufgrund der Komplexität der Reflexionseigenschaften der Sandteller nicht sinnvoll möglich sind.

2.2 RESULTATE UND FOLGERUNGEN

2.2.1 Wahlverhalten der Tiere

M. lyra kann die Rauigkeit verschiedener Oberflächen mit Hilfe der Echoortung erkennen. Die drei erfolgreich dressierten Tiere unterscheiden in allen Versuchsserien die Referenzziele ($MGS \approx 0.4 \text{ mm}$) von Testzielen mit einer mittleren Korngröße $MGS = 6.4 \text{ mm}$ (81% bis 100% Richtigwahlen). Bei Zielkombinationen, bei denen die Referenzziele mit Tellern einer mittleren Korngröße $MGS = 3.8 \text{ mm}$ verglichen werden mußten, beträgt der prozentuale Anteil an Richtigwahlen 65% bis 88%, für Kombinationen, die Ziele mit einer mittleren Körnung $MGS = 2.5 \text{ mm}$ enthielten, für eines der Tiere 64% bis 84%, für die beiden anderen zwischen 60% und 77%. Testziele mit einer mittleren Korngröße $MGS = 1.5 \text{ mm}$ können - abgesehen von einem einzigen Datenpunkt bei einem Tier - nicht sicher von der Referenz unterschieden werden (54% bis 76% Richtigwahlen).

Bei einer Auftragung des Wahlverhaltens als Funktion der mittleren Korngrößendifferenz ΔMGS zwischen der Referenz und den jeweiligen Testzielen lassen sich 75 %-Schwellenwerte von 1.8 mm bis 4.8 mm ablesen (vgl. Pfeile in Abb.2.6 und Abb.2.7). Diese Vergleichszahlen stellen insofern eine grobe Abschätzung der Unterscheidungsleistung dar, als sie lediglich auf der Interpolation zwischen zwei Meßwerten beruhen und zudem die Streubreite innerhalb der gewählten Größenklassen erheblich ist (horizontale Balken in Abb.2.6 und Abb.2.7). Trotzdem spiegeln die Schwellenwerte auch eine Streuung von mehr als $\pm 10\%$ im Wahlverhalten ein und desselben Tiers für Zielkombinationen mit identischer Korngrößendifferenz wider.

Eine Beteiligung des Gesichtssinns bei der Unterscheidung der verschiedenen Ziele kann unter den im Versuch

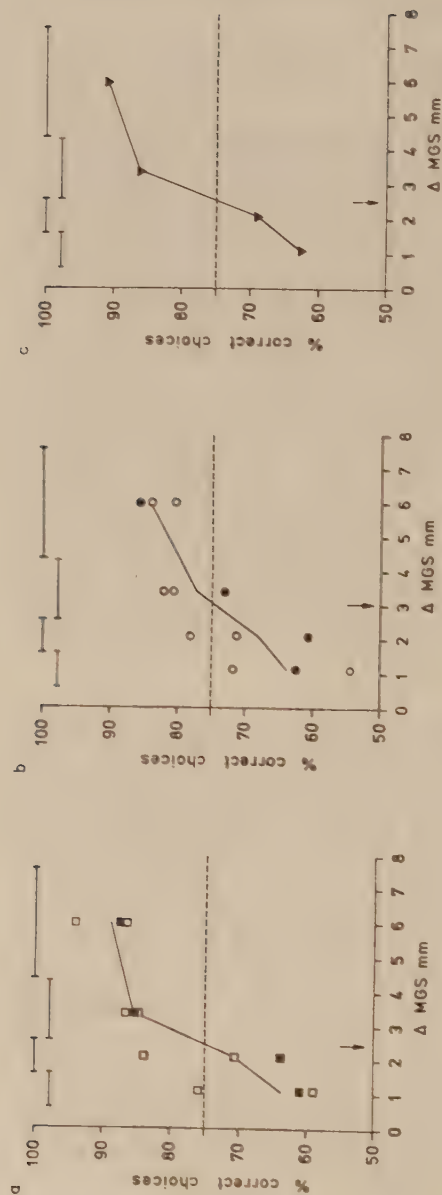


Abb. 2.6:

Unterscheidungsleistung für Sandteller verschiedener Rauigkeit für drei Tiere (a,b,c). Richtigwahlen (% correct choices) der Tiere für eine (Tier 3, siehe c) bzw. drei (Tier 1, Tier 2, siehe a,b) Versuchsserien mit identischer Zusammenstellung und Orientierung der Sandteller sind als Funktion der mittleren Korngrößendifferenzen (Δ MGS mm) zwischen den beiden belohnten Referenzzielen und den Testzielen aufgetragen. Jedem Datenpunkt liegen mindestens 30 Anflüge zugrunde. Gefüllte Symbole bezeichnen die erste Versuchsserie, offene Symbole die beiden späteren. Die durchgezogene Linie stellt die lineare Interpolation des gewichteten Mittels der drei Versuchsdurchgänge dar. Die gestrichelte, horizontale Linie bezeichnet die willkürlich festgelegte Unterscheidungsschwelle bei 75% Richtigwahlen; der Pfeil gibt den entsprechenden, aus der Interpolation abgelesenen Schwellenwert an. Die horizontalen Balken kennzeichnen die Streubreite der verwendeten Kornungen (vgl. Tabelle 2.0).

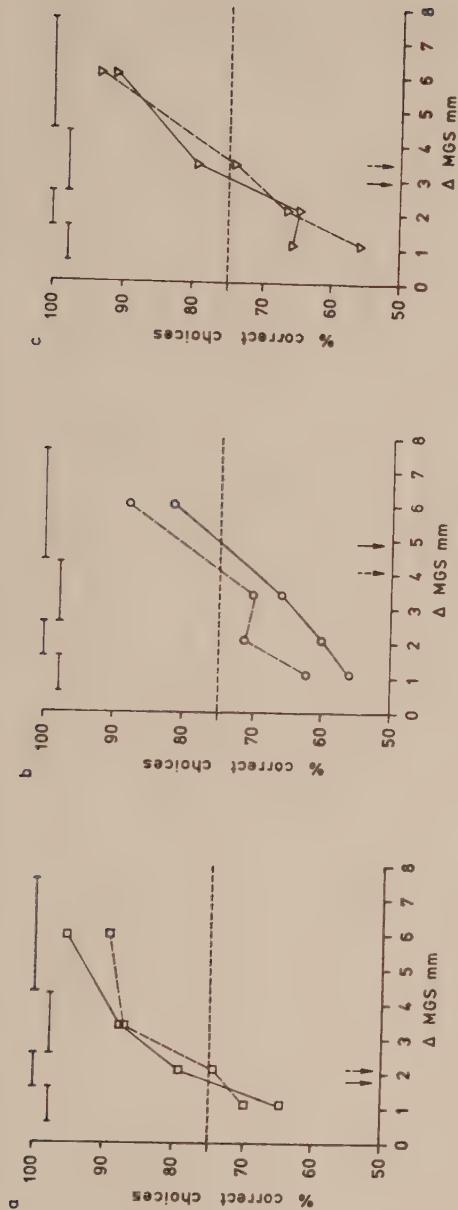


Abb. 2.7:

Unterscheidungsleistung für Sandteller verschiedener Rauigkeit in Rotlicht und bei absoluter Dunkelheit. Richtigwahlen (% correct choices) der drei Tiere (siehe a,b,c) sind als Funktion der mittleren Korngrößendifferenzen (Δ MGS mm) zwischen den beiden belohnten Referenzzielen und den Testzielen aufgetragen. Durchgezogene Linien verbinden die Datenpunkte, die für schwaches Rotlicht erhoben wurden, unterbrochene Linien solche aus Dunkelversuchen. Die Darstellung entspricht im übrigen Abb. 2.6; der Schwellenwert für die Dunkelversuche ist mit einem unterbrochenen Pfeil gekennzeichnet. Die Daten für die Rotlicht- und Dunkelserie wurden direkt nacheinander erhoben; die Zusammenstellung und Orientierung der Sandteller sind in beiden Serien identisch. Gegenüber der zu Abb. 2.6 gehörigen Tellerkonstellation sind die beiden Referenzziele dagegen um 180° um die Achse Fledermaus-Tellermittelpunkt gedreht.

vorliegenden Bedingungen ausgeschlossen werden (vgl. Abb.2.7): Das Wahlverhalten der drei Tiere für zwei Serien mit identischer Zusammenstellung und Orientierung der Sandteller in Rotlicht bzw. in absoluter Dunkelheit ist ununterscheidbar.

2.2.2 Einordnung der Unterscheidungsleistung

Worauf können nun die beachtlichen Schwankungen in der Unterscheidungsleistung zurückgeführt werden?

Bei Zugrundelegung einer Binomialverteilung ist für die hier verwendeten Stichprobengrößen von $30 \leq n \leq 78$ pro Datenpunkt in einer Versuchsserie eine mittlere Streuung zwischen $\pm 10\%$ und $\pm 5\%$ zu erwarten. Streuungen in diesem Bereich können daher nicht auf die in 2.1.1.3 beschriebenen unterschiedlichen Reflexionseigenschaften verschiedener Sandteller gleicher Körnung bzw. desselben Ziels in verschiedenen Orientierungen zurückgeführt werden.

In Abb.2.6 a,b ist das Wahlverhalten von zwei Tieren für drei Versuchsserien mit identischer Zusammenstellung und Orientierung der Sandteller dargestellt.

(1) Die Schwankungen im Wahlverhalten sind hier genauso groß wie zwischen Versuchsserien mit verschiedenen Zusammenstellungen und Orientierungen der Ziele.

(2) Auch Lerneffekte, die zu einer kontinuierlichen Verbesserung der Unterscheidungsleistung in aufeinanderfolgenden Versuchsserien führen könnten, spielen keine Rolle: Gegenüber der ersten Versuchsserie (gefüllte Symbole in Abb.2.6) kann in den beiden späteren keine konsequente Leistungsverbesserung nachgewiesen werden.

Wie läßt sich die für Megaderma lyra bei der Unterscheidung der Sandteller gemessene Leistung einordnen? Vergleiche mit bei anderen Strukturunterscheidungsversuchen gewonnenen Resultaten sind nur begrenzt möglich, da zur Unterscheidung der Objekte komplexe akustische Merkmale zur Verfügung stehen und die von den Tieren

angelegten Kriterien unbekannt sind. Dennoch soll hier - mit der gebotenen Zurückhaltung - ein solcher Vergleich versucht werden.

Die Resultate der eingangs erwähnten Lochplattenversuche mit Megaderma und die hier gefundenen Ergebnisse weisen zwei deutliche Parallelen auf:

(1) Die dort für Lochtiefedifferenzen von 2 mm (8.0 mm versus 6.0 mm Lochtiefe) erhaltenen Richtigwahlquoten von 80% bzw. 87% liegen genau wie die für Tiefendifferenzen von 1 mm (8.0 mm versus 7.0 mm Lochtiefe) von 67.5% bzw. 65% im Streubereich der hier für die entsprechenden mittleren Korngrößendifferenzen gemessenen Leistungen.

(2) Auch beim Lochplattenexperiment schwankt die Leistung der Tiere stark. Abgesehen von der ohnehin zu erwartenden statistischen Schwankung könnte dazu in beiden Fällen beitragen, daß die Reflexionseigenschaften der Ziele richtungsabhängig sind: Da den Tieren in der Versuchssituation ein gewisser Bewegungsspielraum zur Verfügung steht, könnten die Ziele unter für die Lösung der Aufgabe verschiedenen günstigen Winkeln erscheinen. Andererseits kann auch nicht ausgeschlossen werden, daß die Tiere während der Versuche die Kriterien ändern, anhand derer sie sich für ein Ziel entscheiden.

Die Unterscheidungsschwellen für Tiefendifferenzen sind für Megaderma lyra etwas schlechter als die bei Myotis myotis (HABERSETZER & VOGLER, 1983) und Eptesicus fuscus (SIMMONS et al., 1974) gemessenen, liegen jedoch in der gleichen Größenordnung. Es könnte spekuliert werden, daß diese Unterschiede mit den unterschiedlichen Lauttypen zusammenhängen. Aussagen dieser Art überschreiten allerdings den Rahmen der hier vorgestellten Experimente.

3. UNTERSCHIEDUNG STRUKTURIERTER PHANTOMZIELE

3.0 PROBLEMDEFINITION

Die Leistungsfähigkeit des Echoortungssystems bei der Strukturunterscheidung wird im folgenden näher untersucht. Dabei interessieren neben dem Auflösungsvermögen für ähnliche Strukturen insbesondere die zugrundeliegenden Verarbeitungsmechanismen.

Um ein Maß für die erreichte Auflösung zu ermitteln, ist es zwar möglich, das Verhalten der Tiere als Funktion eines beliebigen physikalischen Parameters der angebotenen Objekte anzugeben: Tatsächlich werden in den bisher publizierten Arbeiten, die quantitative Aussagen zum Strukturauflösungsvermögen von echoortenden Fledermäusen machen, - wie auch in Arbeiten zu anderen Unterscheidungsaufgaben - die Versuchsergebnisse auf diese Weise dargestellt (HABERSETZER & VOGLER, 1983, SIMMONS et al., 1974, WEBSTER & BRAZIER, 1965, WEBSTER & BRAZIER, 1968). Rückschlüsse auf die Leistungsfähigkeit des verarbeitenden Systems sind damit jedoch nicht zulässig. Dazu muß vielmehr postuliert werden, daß der gewählte physikalische Parameter auch ein adäquates Maß für eine Empfindungsgröße, den vom Tier in der jeweiligen Aufgabe tatsächlich verwendeten und in diesem Sinne kritischen Parameter, ist.

Annahmen über den Verarbeitungsmechanismus, das heißt die Abbildung der physikalischen Eigenschaften der Objekte auf eine Empfindungsgröße, sind also eine Voraussetzung dafür, den zur Beurteilung der Leistung verwendeten Parameter zu definieren. Dieser fällt für ein Modell, das den Verarbeitungsmechanismus zutreffend beschreibt, mit dem kritischen Parameter zusammen.

Wie in der Einführung und in 2.1.1.3 (Resultate der Beschallungsexperimente) ausgeführt wurde, werden bei der Echoortung geometrische Eigenschaften von Objekten in

der zeitlichen, respektive der dazu äquivalenten spektralen Struktur der Echos abgebildet. Es sind beliebige Modelle denkbar, die verschiedene Information aus den Echos in unterschiedlicher Weise in die Bildung des im Modell als kritisch angenommenen Parameters einbeziehen.

Wie kann unter diesen Umständen ein der Empfindungsgröße adäquates Maß gefunden werden?

Die Kriterien für die Auswahl zwischen verschiedenen erklärenden Hypothesen müssen explizit definiert werden. Ich unterscheide interne Kriterien von externen: Zwei Modelle unterscheiden sich dann in ihrer Erklärungsleistung, wenn die darin abgeleiteten kritischen Parameter nicht für alle denkbaren Kombinationen von physikalischen Parametern in linearer Beziehung zueinander stehen: Damit sind nämlich Versuchssituationen möglich, für die die verschiedenen Modelle ein unterschiedliches Verhalten der Tiere im Experiment erwarten lassen. Als interne Kriterien bezeichne ich nun solche, die es gestatten, die Erklärungsleistung von Modellen innerhalb des durch den Versuchsansatz gegebenen Modellrahmens miteinander zu vergleichen und damit bestimmte Alternativen empirisch auszuschließen.

Unter externen Kriterien verstehe ich dagegen Hintergrundwissen aus der Biologie und Physiologie der Tiere, das herangezogen wird, um die Plausibilität der Annahmen zu beurteilen, die notwendig sind, um das Verhalten der Tiere mit bestimmten Verarbeitungsprinzipien zu erklären. Externe Kriterien sind vom gewählten Versuchsansatz unabhängig.

Hypothesen über die Verarbeitungsmechanismen setzen voraus, daß die angebotenen Ziele in ihren Reflexionseigenschaften wohldefiniert sind. Um die theoretische Beschreibung zu erleichtern und um das Verhalten der Tiere unter Annahme verschiedener Modelle besser voraussagen zu können, sollten sie möglichst einfach strukturiert sein.

Damit sind die Randbedingungen für die Konzeption des nachfolgend beschriebenen Experiments gesetzt: In einer Zweifachwahlsituation werden Phantomziele mit einer radikal vereinfachten Struktur geboten. Strukturierte Oberflächen wie die oben beschriebenen Sandteller reflektieren den auftreffenden Schall an ihren verschiedenen Tiefenebenen. Die charakteristische zeitliche Verzögerung der Partialechos ist über einen der Strukturtiefe entsprechenden Bereich verteilt. Hier wird dagegen die Reflexion an nur zwei parallelen Tiefenebenen untersucht. Die Fähigkeit der Tiere, diese Strukturtiefe aufzulösen, wird sowohl als Funktion der variierten physikalischen Parameter, als auch unter der Annahme verschiedener Verarbeitungsmodelle dargestellt.

3.1 MATERIAL UND METHODEN

3.1.1 Reiz

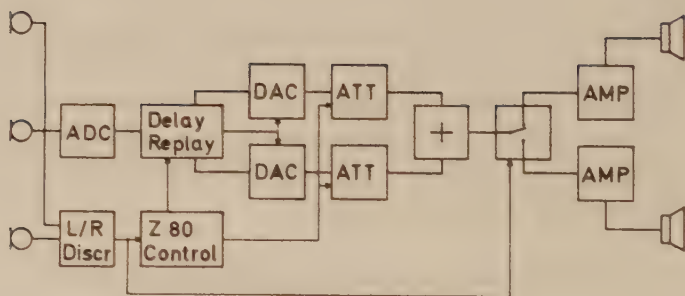
3.1.1.1 Definitionen

Zur Simulation von Strukturtiefe werden Zweifronten-ziele erzeugt. Diese lassen sich als zwei bezüglich zur ortenden Fledermaus hintereinander im Raum liegende Reflektoren vorstellen. Während bei realen Körpern der dem Tier nähere Reflektor den entfernteren verdecken würde, ist dies bei den Phantomzielen nicht der Fall; die nähere Ebene ist - ähnlich wie bei einem halbdurchlässigen Spiegel - auch "durchsichtig".

Phantomziele dieses Typs sind durch die interne Verzögerung t_i , zwischen den von den beiden Reflektoren zurückgeworfenen Teilechos und die relativen Amplituden A_1 , A_2 der beiden Echofronten eindeutig charakterisiert, die ihr spektrales Antwortverhalten, die Reflexivität, determinieren. Zur Parameterkonstellation, die ein Zweifrontenziel für ein an einem definierten Ort befindliches Tier kennzeichnet, gehört neben t_i und A_1 , A_2 noch die Gesamtverzögerung T des Echos relativ zur zugehörigen Lautäußerung, die den Abstand des Phantomobjekts zur Fledermaus angibt.

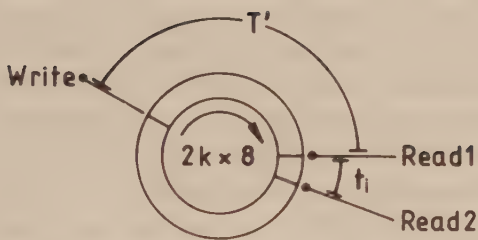
3.1.1.2 Phantomzielgenerator: Module und Kenngrößen

Für die vorliegende Arbeit wurde ein Phantomzielgenerator entwickelt, der eine Echtzeitsimulation von Objekten mit variabler Tiefe erlaubt. Seine wesentlichen Elemente sind in Abb.3.1 dargestellt. Die vom Meßmikrophon (QMC-Instruments) gelieferten Signale werden nach entsprechender Verstärkung digitalisiert (ADC-Modul). Der eingesetzte A/D-Wandler (MP 7683) verfügt über 8 Bit Auflösung und damit 48 dB Dynamik und wird mit $12.360/16 \text{ MHz} = 772.5 \text{ kHz}$ Taktrate betrieben, das heißt, im Abstand von $1.294 \text{ } \mu\text{s}$ stehen Daten zur Über-



Phantom Target Generator

Abb.3.1: Blockschalbild des Phantomzielgenerators. Funktionseinheiten sind durch Kästchen dargestellt; Strichverbindungen symbolisieren Datenpfade, Pfeile Steuerleitungen; weitere Erläuterungen vgl. 3.1.1.2



Ring Memory Function

Abb.3.2: Funktionsweise des Ringspeichers. Der Speicherbaustein ($2K$ tief, 8 Bit breit) ist durch einen Ring symbolisiert. Der Schreibzeiger (Write) bezeichnet die Adresse, bei der Daten in den Speicher geschrieben, die Lesezeiger (Read1, Read2) solche, bei denen Daten ausgelesen werden. Der Speicher wird zyklisch adressiert, d.h. die von den Zeigern bezeichneten Adressen werden mit jedem Takt um 1 inkrementiert und jede Speicherzelle wird in jeweils 2048 Takten einmal beschrieben und zweimal ausgelesen. Die Verzögerungszeiten T' und t_i ergeben sich aus der Taktrate und der Differenz zwischen Write und Read1 bzw. Read1 und Read2 von n Speicherzellen zu $n/\text{Taktrate}$.

nahme an.

Kernstück des Phantomzielgenerators ist ein zyklisch adressierter $2K \times 8$ Speicher, auf den über drei Zeiger zugegriffen wird (Delay-Replay-Modul; vgl. Abb. 3.2). Der Speichertiefe von $2K$ entspricht bei der gewählten Taktzeit von $1.294 \mu s$ eine maximale Verzögerung von $2.651 ms$; dann wird die jeweilige Speicherzelle neu überschrieben. Der Schreibzeiger (Write) deutet auf die Adresse der Speicherzelle, bei der der gerade gewandelte Wert eingelesen wird. Bei zwei weiteren Speicherzellen, die durch die beiden Lesezeiger (Read1, Read2) adressiert werden, wird jeweils Information ausgelesen. Die relative Lage von Schreib- und Lesezeigern ist für das jeweilige Zweifrontenziel charakteristisch: Die Position der Lesezeiger zueinander erzeugt die interne Verzögerung t_i ; die Position des Schreibzeigers zum ersten Lesezeiger ergibt eine Verzögerung des Signals um T' und bestimmt zusammen mit den Laufzeiten der akustischen Signale (Fledermaus - Mikrophon, Lautsprecher - Fledermaus) die Gesamtverzögerung T .

Die zwei kontinuierlich ausgelesenen Datenströme werden separat D/A gewandelt (DAC-Modul; Wandler Burr-Brown DAC 811). Die Ausgabe der Daten erfolgt über einen Zwischenspeicher (Latch; $1Bit \times 8$), der in $81 ns$ -Schritten ausgelesen werden kann, was eine entsprechende Feinabstufung von t_i möglich macht. Zwei digital angesteuerte Analogabschwächer (Att-Module) erlauben die Festlegung der relativen Amplituden A_1 und A_2 in $3 dB$ -Schritten.

Die Teilsignale werden addiert (+-Modul), das resultierende Phantomecho über einen Umschalter auf einen der beiden Verstärker (Toellner TOE 7606) gegeben und über eine $200 V$ DC-Vorspannungsquelle dem elektrostatischen Lautsprecher zugeführt.

Die Gesamtkoordination des Systems wird von einem Mikroprozessormodul (Z80-control-Modul) übernommen, das die Parameterkonstellationen verwaltet und den Versuchsablauf protokolliert (vgl. 3.1.2.2 Datenaufnahme). Es berücksichtigt dabei die Entscheidung des Seitenwahlmoduls (L/R-discr.-Modul), das die Signalstärke der

über zwei weitere Mikrophone (AKG) gelieferten Signale vergleicht. Es wird jeweils die Seite gewählt, auf der die höhere Intensität gemessen wird.

3.1.1.3 Phantomzielgenerator: Akustische Eigenschaften

Die Reflexivität $R(t_i, f)$ jedes Zweifrontenziels (mit phasentreuer Reflexion) für eine bestimmte Verzögerung t_i bei der Frequenz f folgt aus der gegebenen Parameterkonstellation nach

$$(1) \quad R(t_i, f) = (A_1^2 + 2A_1A_2 \cos 2\pi f t_i + A_2^2)^{1/2}$$

für identische relative Amplituden $A := A_1 = A_2$ vereinfacht zu

$$(2) \quad R(t_i, f) := A\sqrt{2} (1 + \cos 2\pi f t_i)^{1/2}$$

Als logarithmisches Maß ist entsprechend definiert:

$$(3) \quad r(t_i, f) := 20 \log_{10} (A(1 + \cos 2\pi f t_i)^{1/2} + \text{dynlim})$$

dynlim gibt dabei die Grenze des Dynamikbereichs des betrachteten Systems an.

Die Reflexivität $R(t_i, f)$ bzw. $r(t_i, f)$ als Funktion von f für festes t_i zeigt charakteristische Interferenzfiguren. Relative Minima treten bei

$$(4) \quad f_{\text{ext}} = \frac{(2n+1)}{2 t_i}$$

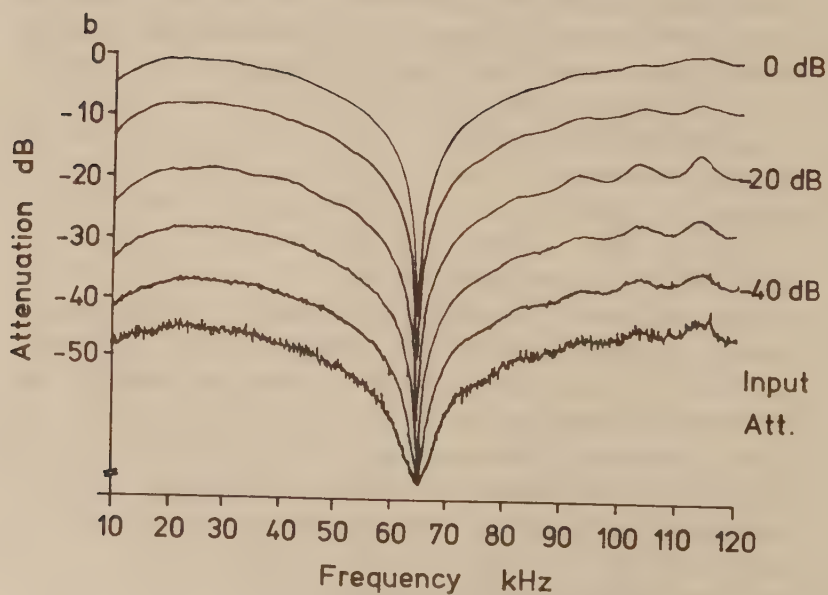
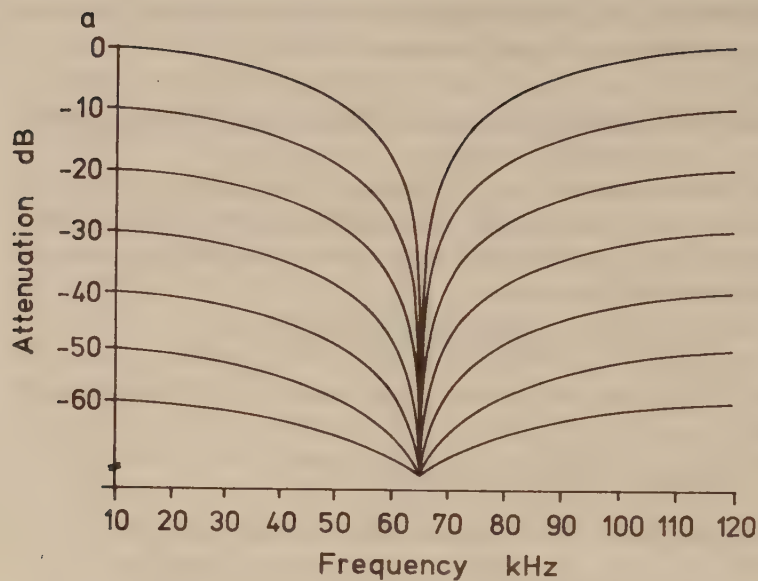
relative Maxima bei

$$(5) \quad f_{\text{max}} = \frac{n}{t_i}$$

auf (mit $n = 0, 1, 2, \dots$).

Abb.3.3 a gibt ein nach (3) berechnetes Interferenzmuster wieder ($t_i = 7.77 \mu\text{s}$, $\text{dynlim} = 0.001$, $A_1 = A_2$); in Abb.3.3 b ist demgegenüber die Frequenzantwort des Phantomzielgenerators für $t_i = 7.77 \mu\text{s}$, $A_1 = A_2 = \text{const.}$ dargestellt, die unter Verwendung eines HP 3594A Sweeping oscillator/ 3590A Wave analyzer zwischen 10 kHz und 120 kHz aufgezeichnet (Filterbreite 1 kHz) wurde.

Der Phantomzielgenerator produziert die zu erwartenden



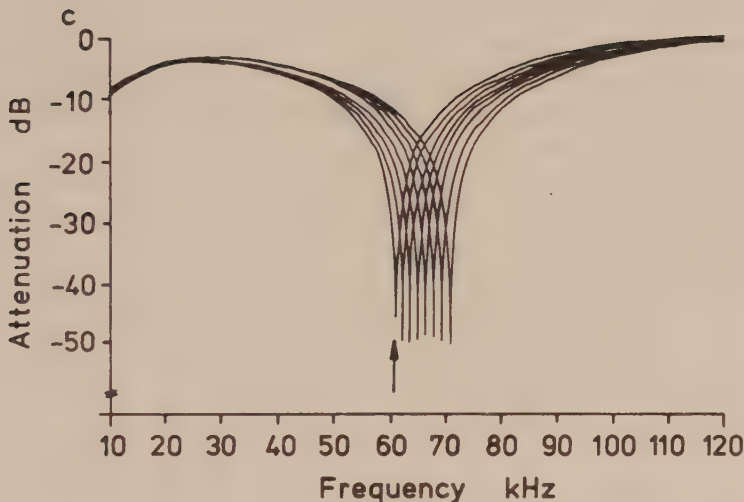


Abb.3.3: Reflexivität der Zweifrontenziele. Eingangssignal für alle hier gezeigten Beispiele ist ein Sinuston, dessen Amplitude für jede Kurve konstant ist. Es treten charakteristische Interferenzfiguren auf, deren Frequenzgang von der internen Verzögerung t_i , und deren Dynamik vom Verhältnis der Amplituden A_1 , A_2 der beiden Teilechos abhängt. **a:** Nach (3) berechnete Reflexivität eines Zweifrontenziels mit $t_i = 7.77 \mu\text{s}$, $\text{dynlim} = 0.001$, $A_1 = A_2$ im Frequenzbereich 10 kHz - 120 kHz für in 10 dB-Schritten abgeschwächte Amplituden. **b:** Gemessene Frequenzantwort des Phantomzielgenerators für das bei a spezifizierte Zweifrontenziel; das Eingangssignal wurde für jede Kurve um 10 dB abgeschwächt (Input Att.), um den Dynamikbereich des Phantomzielgenerators aufzuzeigen. **c:** Frequenzantwort des Phantomzielgenerators für verschiedene Feinabstufungen von t_i ; t_i wird in 162 ns-Schritten um $t_i = 7.77 \mu\text{s}$ variiert. Bei der mit einem Pfeil bezeichneten Feineinstellung ist der Dynamikbereich der erhaltenen Interferenzfiguren um mehr als 3 dB verringert; entsprechende Parameterkonstellationen wurden daher nicht verwendet.

Interferenzfiguren mit einem ersten Minimum bei $f_{\text{ext}} = 1/(2 \times 7.77 \text{ } \mu\text{s}) = 64.4 \text{ kHz}$; sein Dynamikbereich wird durch die Auflösung des A/D-Wandlers limitiert. Die berechnete stimmt mit der gemessenen Reflexivität im wesentlichen überein; daher wird erstere - zusammen mit einer Gewichtsfunktion (vgl. 3.1.4.1.2 Bestimmung der Modellparameter) - als Berechnungsgrundlage bei der Modellbildung herangezogen.

Die erreichte Dynamik der Interferenzfiguren ist weitgehend unabhängig von t_1 , auch von der Feinabstufung am Zwischenspeicher des DAC-Moduls; für eine bestimmte Feineinstellung ist sie jedoch systembedingt um mehr als 3 dB verringert (Abb.3.3 c). Die entsprechenden Parameterkonstellationen wurden daher nicht verwendet. Das Antwortverhalten des Phantomzielgenerators hängt ferner vom Phasengang der beiden Abschwächermodule ab (Abb.3.4 a). Im interessierenden Frequenzbereich ist der gemessene Phasenwinkel annähernd proportional der Frequenz. Somit kann die Phasenverschiebung bei der Berechnung der Reflexivitäten wie bei der Darstellung der Resultate im Zeitbereich als konstante Zeitverzögerung berücksichtigt werden. Diese zusätzliche Verzögerung nimmt mit wachsender relativer Abschwächung von A_1 , A_2 zu. Die Phasengänge der beiden Abschwächermodule stimmen im Rahmen der Meßgenauigkeit ($\pm 2^\circ$, Phasenmeßgerät Feedback APM 612) überein. Entsprechend ist die Position der spektralen Einbrüche unverändert, wenn für die Amplituden A_1 , A_2 der ersten, bzw. zweiten Echofront die gleiche relative Abschwächung gewählt wird (also wieder $A_1 = A_2$). Lediglich die Gesamtintensität des Phantomechos nimmt ab (vgl. Abb.3.4 b). Für $A_1 < A_2$ führt die durch den Phasengang bestimmte zusätzliche Zeitverzögerung der ersten Echofront zu kleineren internen Verzögerungen t_1 , das heißt, die spektralen Einbrüche sind zu entsprechend höheren Frequenzen hin verschoben (vgl. Abb.3.4 c). Für $A_2 < A_1$ tritt eine entsprechende Verschiebung der spektralen Einbrüche zu tieferen Frequenzen hin auf. Diese aufgrund des Phasengangs zu erwartende Frequenzverschiebung wird von der

direkten Bestimmung der Verschiebung des ersten Minimums im Frequenzgang der Phantomziele für verschiedene t_i bestätigt.

3.1.1.4 Eichungen

Die Frequenzgänge der beiden elektrostatischen Lautsprecher wurden in regelmäßigen Abständen überprüft. Bei Abweichungen eines Lautsprechers in der linearen Übertragungscharakteristik von mehr als ± 2 dB im Bereich von 30 kHz bis 100 kHz, oder mehr als 5 dB zwischen den beiden Lautsprechern bei irgendeiner Frequenz im interessierenden Bereich bis 110 kHz wurden die Membranen erneuert. Typische Frequenzgänge für eine Lautsprecherkombination und das Meßmikrophon (QMC-Instruments) gibt Abb.3.5. Für das Seitenwahlmodul wurden zwei Mikrophone mit möglichst gleicher spektraler Empfindlichkeit ausgewählt.

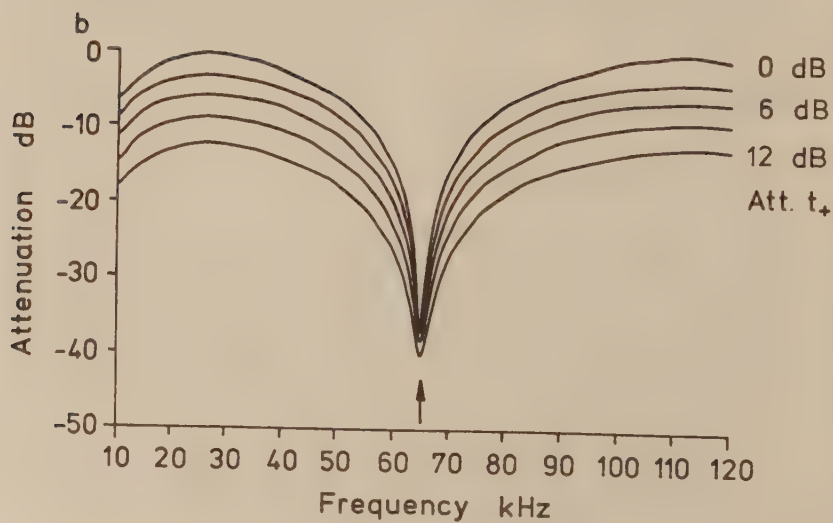
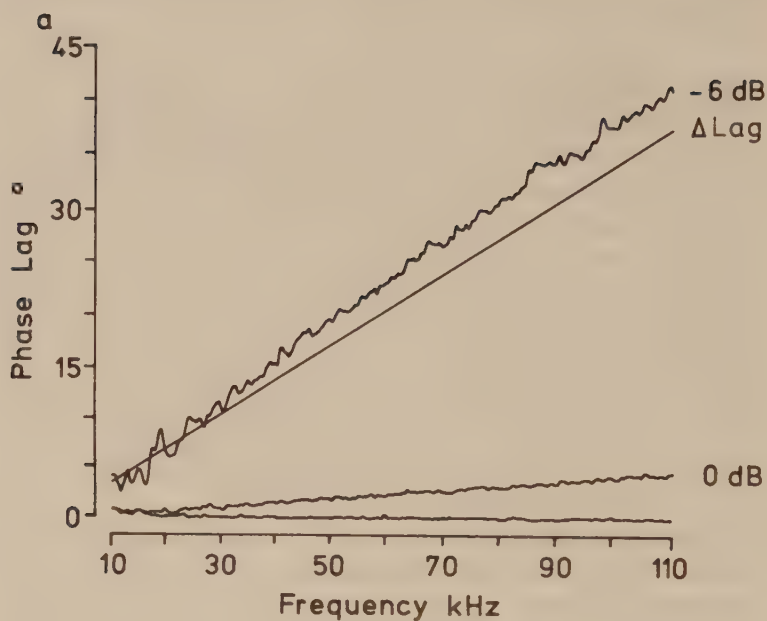
Die Lautsprecher wurden in der Versuchsanordnung so ausgerichtet, daß der Schalldruck in der Kopfposition der Tiere an der Abflugstange maximal war. Die Echos erreichten bei optimaler Aussteuerung durch das Tier - falls also das Meßmikrophon direkt angeortet wurde - bis zu 80 dB SPL; ihr Schalldruck lag damit im Bereich der Echoortungsrufe von *M.lyra* selbst (MÖHRES, NEUWEILER, 1966).

3.1.2 Versuchsdurchführung

3.1.2.1 Versuchsanordnung

Die Versuche fanden bei schwachem Licht (15 W) innerhalb eines mit Gaze bespannten Flugkäfigs (2.60 m x 1.60 m x 1.90 m) in einem Kellerraum statt, der mit echodämmendem Material (Schaumstoffplatten mit Pyramidenprofil) ausgekleidet war. Der Versuchsaufbau innerhalb des Flugkäfigs entsprach Abb.3.6.

Die Zweifachwahlapparatur bestand aus einem Tisch mit zwei Lautsprechern und diesen zugeordneten Futterklappen (Feeding place), sowie einer Abflugstange (Starting



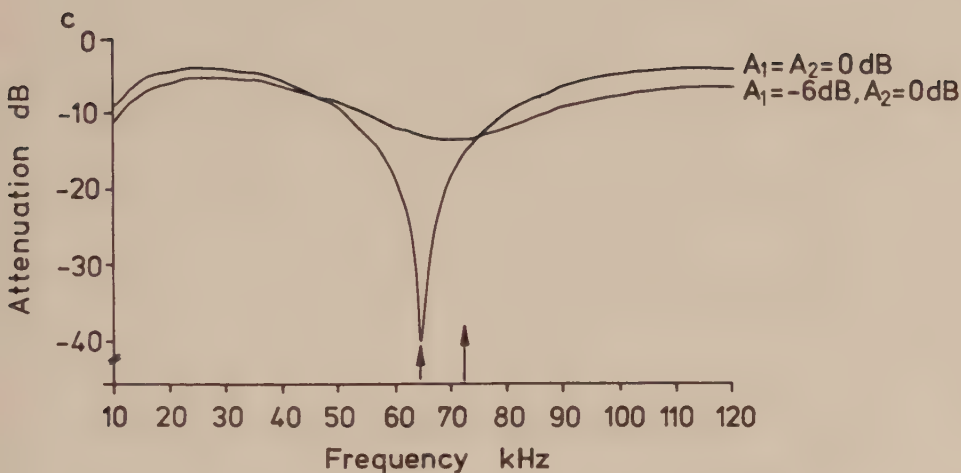


Abb.3.4: Phasengang des Phantomzielgenerators. **a:** Die Phasenverzögerung (Phase Lag °) eines Abschwächermoduls ist als Funktion der Frequenz (Frequency kHz) für 0 dB bzw. 6 dB Abschwächung dargestellt. Δ Lag gibt die linearisierte Differenz der beiden Phasengänge an. Die gemessenen Phasenwinkel sind annähernd proportional der Frequenz; der Steigung von Δ Lag entspricht eine zusätzliche konstante Zeitverzögerung um 917 ns. **b:** Frequenzantwort des Phantomzielgenerators für ein Zweifrontenziel mit $t_i = 7.77 \mu\text{s}$ interner Verzögerung bei relativer Abschwächung der Amplituden A_1, A_2 in 3 dB-Schritten (att. t_+), wobei $A_1 = A_2$; man beachte, daß das Eingangssignal hier im Gegensatz zu Abb.3.3 b konstant ist! Da die Phasengänge beider Abschwächermodule gleich sind, ändert sich die Lage der Interferenzfiguren nicht (Pfeil). Sie sind lediglich parallel zur Ordinate verschoben. **c:** Frequenzantwort des Phantomzielgenerators bei demselben Ziel für $A_1 = -6 \text{ dB}, A_2 = 0 \text{ dB}$. Die Dynamik der Interferenzfigur wird für $A_1 \neq A_2$ geringer; durch die Verzögerung des ersten Teilechos um 917 ns gegenüber dem zweiten ist ihr Minimum zu höheren Frequenzen hin verschoben (Pfeile). Zum Vergleich ist die Frequenzantwort für $A_1 = A_2 = 0 \text{ dB}$ angegeben.

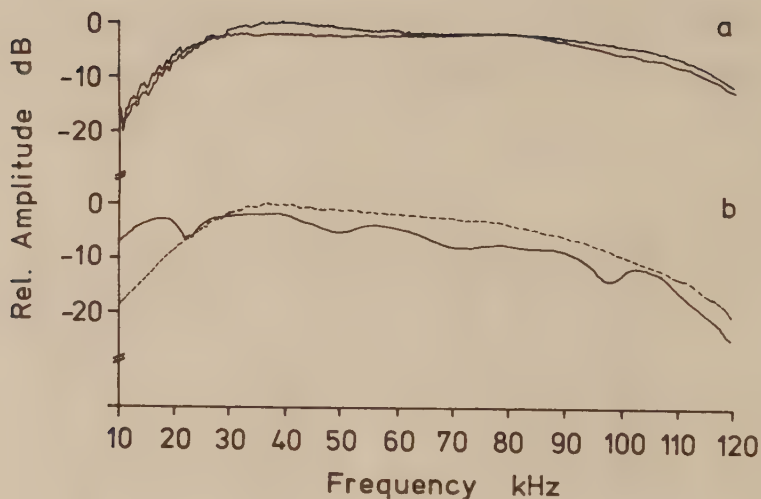
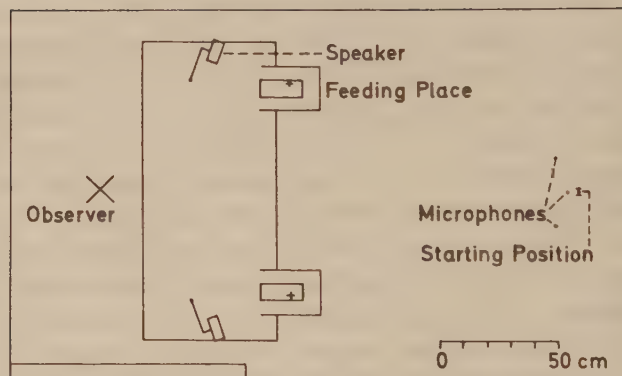


Abb.3.5: **a:** Typische Frequenzgänge eines gleichzeitig verwendeten Lautsprecherpaares. **b:** Frequenzgang des Meßmikrophons (QMC-Instruments; durchgezogene Linie). Zum Vergleich ist der mit dem sonst gleichen Meßsystem aufgenommene Frequenzgang eines B&K 1/4" Mikrophons (Typ 4135) angegeben (gestrichelte Linie).

position), die mit den Lautsprechern ein gleichschenkeliges Dreieck bildete. Tisch, Futterklappen und die Halterungen für die Lautsprecher waren zur Echodämmung mit Schaumstoff bzw. Watte verkleidet. Die Phantomziele - ihre Position ist in Abb.3.6 durch Kreuze markiert - befanden sich direkt über den Futterklappen, 33 cm vor den Lautsprechern. Damit wurde bei den kurzen Lauten von M.lyra eine direkte Überlappung zwischen Phantomecho und Lautsprecherecho (Clutter) vermieden. Die Entfernung der Phantomziele vom Tier an der Abflugstange betrug 1.34 m, der Öffnungswinkel zwischen beiden Lautsprechern 38° . Die Abflugstange war v-förmig gebogen, wodurch die Startposition der Tiere mit weniger als 1 cm Unsicherheit festgelegt war, da sie unabhängig von der Landeposition immer an den tiefsten Punkt rutschten. In der Startposition betrug die Distanz zwischen der Schnauze der Fledermaus und dem Meßmikrophon (QMC-Instruments) 13 cm; die Mikrophone für das Seitenwahlmodul waren in 25 cm Entfernung links und rechts schräg unter dem Tier angebracht. Durch diese Anordnung wurden nach dem Abflug des Tiers erfolgende Vokalisationen nicht von den Mikrophenen erfaßt; Entscheidungen mußten daher an der Abflugstange getroffen werden.

Die Tiere wurden einzeln darauf trainiert, in Richtung der beiden Phantomziele zu orten und sich gemäß der links bzw. rechts gebotenen Echos für eine Seite zu entscheiden. Dressierte Tiere drehten sich vor der Entscheidung um die Körperlängsachse und schalteten damit über das Seitenwahlmodul beide Kanäle meist mehrfach abwechselnd ein. Ein geradliniger Anflug und anschließendes Rütteln vor einer der Futterklappen zeigten die Entscheidung der Fledermaus an. Eine richtige Wahl wurde durch Öffnen der Futterklappen belohnt: Das Tier konnte ein Maul voll Mehlwürmer entnehmen, die es, an die Startposition zurückgekehrt, auffraß.



Set Up Phantom Target Experiment

Abb.3.6: Flugkäfig und Versuchsaufbau. Die Futterklappen werden vom Beobachter mittels Plastikfäden geöffnet. Die Lautsprecher sind auf den Kopf des Tieres in der Startposition ausgerichtet, die Lage der Phantomziele ist mit + markiert. Der Tisch mit den Futterklappen liegt 0.62 m tiefer als der Abflugort; das Tier muß also im Winkel von 22° abwärts fliegen. Weitere Erläuterungen siehe 3.1.2.1

3.1.2.2 Datenaufnahme

Das Mikroprozessormodul stellte die an einem Tag gewünschten Kombinationen von Phantomzielpaaren bereit: Für jedes Tier ließen sich bis zu 9 verschiedene Phantomzielpaare mit frei wählbaren Parameterkonstellationen speichern und im Versuch durch Anwählen einer willkürlich zugeordneten Codeziffer aufrufen. Diese Anordnung erlaubte es, sämtliche Messungen als Doppelblindversuche durchzuführen. Bei der Zusammenstellung der 9 Phantomzielpaare wurde darauf geachtet, daß in jeder Gruppe leicht und schwierig eingeschätzte Aufgaben enthalten waren. Es wurden an jedem Versuchstag möglichst alle Codeziffern in zufälliger Reihenfolge angeboten, dieselbe Ziffer aber nicht mehr als viermal hintereinander offeriert, wodurch die in der Datenauswertung vorausgesetzte Unabhängigkeit (Randomisierung) der Meßdaten gewährleistet sein dürfte.

Außerdem wurde vom Mikroprozessormodul die Position (links/rechts) des belohnten Zieles gemäß einer Liste von Pseudozufallszahlen vorgegeben. Das zu belohnende Ziel lag dabei nie öfter als viermal hintereinander auf einer Seite und tauchte im Mittel links und rechts gleich häufig auf, um der Ausprägung von Seitenstetigkeiten vorzubeugen.

Der Phantomzielgenerator wurde durch Wählen einer Codeziffer eingeschaltet und mit der Registrierung des Antwortverhaltens (richtig/falsch) des Tieres wieder abgestellt. Zielparameter und Wahlverhalten bei jedem Anflug wurden vom Mikroprozessormodul abgespeichert und am Ende jedes Versuchstages an einen Personal Computer (Commodore PC 10) zur weiteren Auswertung übergeben sowie als Protokoll ausgedruckt. Pro Tier und Versuchstag erfolgten zwischen 20 und 40 Anflüge, die alle gewertet wurden. Das Versuchsende bestimmten die Tiere selbst, indem sie entweder den Abflug verweigerten oder nicht mehr an die Startposition zurückkehrten.

3.1.3 Tiere und Andressur

3.1.3.1 Tiere

Sieben adulte Megaderma lyra (Geoffroy, 1810; 2 ♂, 5 ♀) wurden dressiert. Sechs davon stammten aus Madurai (Südindien), ein Tier wurde in München gezüchtet. Es war bei Dressurbeginn zwei Jahre alt. Das Alter der Wildfänge ist unbekannt.

Obgleich die Tiere über unterschiedliche Dressurerfahrung verfügten - 4 waren naiv, mit dreien wurden vorher Zweifachwahlversuche zur Hörschwelle im niederfrequenten Bereich, mit zweien davon außerdem zur Strukturunterscheidung bei realen Objekten (vgl. 2. Unterscheidung rauher Oberflächen) durchgeführt - waren abgesehen vom ersten Dressurschritt (räumliche Orientierung, siehe 3.1.3.2 Andressur) keine durch Vorerfahrung bedingten Unterschiede in der Lernleistung oder Lerngeschwindigkeit auffällig. Auch das Geschlecht der Tiere spielte für das erfolgreiche Lösen einer Aufgabe keine Rolle. Daher wird im folgenden auf diesbezügliche Angaben verzichtet.

Die Tiere wurden regelmäßig auf ihren Ernährungszustand überprüft. Der "Normalzustand", der abweichend von üblichen Dressurtechniken nicht systematisch unterschritten wurde, war am Vorhandensein einer Speckschicht über dem Brustbein kenntlich, wie sie auch bei nicht in Dressur befindlichen Tieren mit freiem Futterzugang ertastet werden kann. Auf regelmäßiges Wiegen wurde verzichtet, da der physiologische Zustand der Tiere stark schwankte (Balzzeit bei ♂, Trächtigkeit bei ♀). Die Tiere erhielten prinzipiell nur während der Dressur Futter (Larven von Tenebrio molitor). Spätestens alle zwei Wochen wurde eine Maus zugefüttert, und ein Ruhetag eingelegt. Zwei Weibchen zogen während der Dressurzeit erfolgreich je ein Junges auf. Säugende Weibchen bekamen mindestens jeden zweiten Tag nach der Dressur eine Maus zusätzlich, um ihrem stark erhöhten Nahrungsbedarf Rechnung zu tragen.

Die Tiere wurden freifliegend bei schwachem Dauerlicht (15 W) in einem Kellerraum gehalten (Raumtemperatur 26°C). Wasser stand dauernd zur Verfügung.

3.1.3.2 Andressur

Andressurparameter

4 Tiere sollten darauf dressiert werden, ein belohntes Referenzziel mit $t_i = t_{\text{ref}} = 7.77 \mu\text{s}$ interner Verzögerung und $A_1 = A_2 = 0 \text{ dB}$ Abschwächung der beiden Echofronten von einem anderen Ziel mit $t_i = 15.53 \mu\text{s}$ und $A_1 = A_2 = 0 \text{ dB}$ zu unterscheiden. 3 Individuen lernten die Aufgabe.

3 Tiere sollten darauf dressiert werden, ein belohntes Referenzziel mit $t_i = t_{\text{ref}} = 20.71 \mu\text{s}$ interner Verzögerung und $A_1 = A_2 = 0 \text{ dB}$ Abschwächung der beiden Echofronten von einem anderen Ziel mit $t_i = 3.88 \mu\text{s}$ und $A_1 = A_2 = 0 \text{ dB}$ zu unterscheiden. Nur ein Tier lernte die Aufgabe.

Stufen der Andressur

Drei Stufen der Andressur lassen sich unterscheiden:

Im ersten Dressurschritt erlernten die Tiere den Dressurablauf, das heißt, die selbständige Landung an der Abflugstange sowie die Benutzung beider Futterquellen, und das geforderte Bewegungsmuster. Ein geradliniger Anflug an die jeweils geöffnete Futterquelle wurde mit Mehlwürmern belohnt.

Im zweiten Dressurschritt wurde zunächst versucht, die Tiere direkt auf die oben angegebenen Parameterkonstellationen zu konditionieren, wobei der geöffneten Futterklappe das Phantomziel mit t_{ref} zugeordnet war. Zwei Schwierigkeiten traten auf: Anfänglich wurde der Phantomzielgenerator nur eingeschaltet, wenn die Tiere die Belohnung bereits verzehrt hatten, um eine Übertragung der auch hochfrequente Anteile enthaltenden Schmatzgeräusche zu verhindern. Nach über einem Monat hatten erst zwei Tiere begonnen, unter diesen Bedingungen an

der Abflugstange zu orten - eine Voraussetzung dafür, überhaupt Phantomechos zu erhalten. Daher wurde der Phantomzielgenerator dann sofort nach Rückkehr des Tieres zur Startposition eingeschaltet, was die Ortung stark stimulierte. Trotzdem lernte in zwei weiteren Monaten keines der Tiere, das für t_{ref} charakteristische Phantomziel mit der Belohnung zu assoziieren. Daher wurde - in Analogie zum Strukturunterscheidungsexperiment mit realen Objekten - neben der internen Verzögerung als dem eigentlich interessierenden Parameter zunächst ein leichter zu erlernender variiert - der maximal erreichbare Schalldruck der Phantomechos (Fading, vgl. HEILMANN-RUDOLF, 1984). Das Echo des unbelohnten Ziels wurde zunächst gegenüber der Referenz um 30 dB abgeschwächt, und der Maximalschalldruck dann in Schritten von 6 dB bzw. 3 dB an die Referenz herangeführt. Die Fadingprozedur nahm bei den erfolgreich dressierten Tieren zwischen 40 und 54 Dressurtagen in Anspruch. Drei der Tiere lernten es jedoch nicht, neben der Unterscheidung des Echoschalldrucks die zusätzlichen Parameter zu nutzen. Ihre Leistung stieg auch in 3 weiteren Monaten nie über 75% Richtigwahlen, falls die beiden Ziele sich um weniger als 9 dB bzw. 15 dB im Maximalschalldruck unterschieden. Die Dressur wurde daher aufgegeben.

Im letzten Dressurschritt wurde die interne Verzögerung t_i des unbelohnten Phantomziels in 1.294 μs -Schritten um den ursprünglichen Wert variiert. Die vier erfolgreich konditionierten Tiere akzeptierten diese Generalisierung spontan. Vor Beginn der gewerteten Messungen wurde trotzdem noch 7 Dressurtage mit wechselnden internen Verzögerungen t_i trainiert, um der stabilen Leistung der Tiere sicher zu sein.

3.1.4 Datenauswertung

3.1.4.1 Datenpunkte

Die Versuchsdaten wurden mit Hilfe eines kommerziellen

Datenbanksystems (dBaseII) für jedes Tier getrennt nach den offerierten Phantomzielpaaren zusammengefaßt. Aus den zwei Parameterkonstellationen eines Paares wird dann ein kritischer Parameter ermittelt, als dessen Funktion die Daten dargestellt werden. Datenpunkte wurden nach zwei verschiedenen Auswertemodi gebildet: Einmal wurde für jedes Phantomzielpaar der prozentuale Anteil an Richtigwahlen ermittelt nach

$$(6) \quad p_i = \frac{n_{\text{correct}}}{n_{\text{total}}} 100 \%$$

mit n_{correct} = Anzahl der Richtigwahlen, n_{total} = Anzahl der Anflüge. So ermittelten Datenpunkten liegen in der vorliegenden Arbeit in der Regel mindestens 30 Anflüge zugrunde, oft erheblich mehr; kleine Stichproben sind als solche gekennzeichnet. Für Stichprobengrößen $n_{\text{total}} > 30$ sind 75% Richtigwahlen signifikant verschieden von Zufallswahl mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $< 1\%$ (KOLLER, 1967).

In einer zweiten Darstellung geht in die Definition des kritischen Parameters die Position des belohnten Ziels (links/rechts) mit ein, das heißt, für jedes angebotene Phantomzielpaar werden zwei Datenpunkte ermittelt, einer für Fälle, in denen das belohnte Ziel rechts, der andere für solche, in denen es links liegt. Für den prozentualen Anteil an Rechtswahlen gilt entsprechend

$$(7a) \quad p_{ri} = \frac{n_{\text{right correct}}}{n_{\text{right total}}} 100 \%$$

(belohntes Ziel rechts), bzw.

$$(7b) \quad p_{ri} = \left(1 - \frac{n_{\text{left correct}}}{n_{\text{left total}}}\right) 100 \%$$

(belohntes Ziel links).

Werden die Datenpunkte in dieser Darstellungsweise als Funktion eines geeignet gewählten kritischen Parameters aufgetragen, ist eine Stufenfunktion zu erwarten. Ihre Sprungstelle ist der ausgezeichnete Wert des kritischen Parameters, dem eine Kombination zweier beliebiger, aber identischer Ziele entspricht. Zwei Vorzüge der zweiten Darstellungsweise liegen auf der Hand: Seiten-

präferenzen der Tiere werden in einer Verschiebung der Sprungstelle entlang der Parameterachse direkt sichtbar; sie sind damit systematisch erklärt und müssen nicht dem Zufallsfehler zugerechnet werden. Ferner können so definierte Datenpunkte durch Funktionen vom transformierten Gaußtyp angepaßt werden und sind damit der statistischen Analyse zugänglich.

3.1.4.2 Modellparameter

Jedem Phantomziel wird ein Modellparameter zugeordnet, der das Unähnlichkeitsmaß (dissimilarity measure) des betrachteten Phantomziels mit interner Verzögerung t_i und den Abschwächungen A_1, A_2 der beiden Echofronten bezüglich des Referenzziels mit $t_i = t_{\text{ref}}, A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten ausdrückt. Folgende Modellparameter wurden verwendet:

Zeitdifferenz:

$$(8) \quad A := t_i - t_{\text{ref}}$$

RMS der spektralen Differenz:

$$(9) \quad B := \left(\int_{\text{fr.range}} b(f) (r(t_{\text{ref}}, f) - r(t_i, f))^2 df \right)^{1/2}$$

spektrale Korrelation I:

$$(10) \quad C := 1 - \frac{\int_{\text{fr.range}} b(f) R(t_{\text{ref}}, f) R(t_i, f) df}{\left(\int_{\text{fr.range}} b(f) R(t_{\text{ref}}, f)^2 df \right)^{1/2} \left(\int_{\text{fr.range}} b(f) R(t_i, f)^2 df \right)^{1/2}}$$

spektrale Korrelation II:

$$(11) \quad D = \arccos \left(\frac{\int_{\text{fr.range}} b(f) R(t_{\text{ref}}, f) R(t_i, f) df}{\left(\int_{\text{fr.range}} b(f) R(t_{\text{ref}}, f)^2 df \right)^{1/2} \left(\int_{\text{fr.range}} b(f) R(t_i, f)^2 df \right)^{1/2}} \right)$$

mit: $b(f)$ spektrale Gewichtsfunktion

In den Modellen eingesetzte Parameter:

$$b(f) = \begin{cases} 0 & \text{für } f < 15 \text{ kHz, } f > 100 \text{ kHz} \\ 1 & \text{für } 25 \text{ kHz} < f < 90 \text{ kHz} \\ \text{sigmoidaler Übergang} & \text{für } 15 \text{ kHz} \leq f \leq 25 \text{ kHz,} \\ & 90 \text{ kHz} \leq f \leq 100 \text{ kHz} \end{cases}$$

freq.range = 15 kHz - 100 kHz

Der kritische Parameter x für jedes Phantomzielpaar wurde als Differenz der Modellparameter (Δ dissimilarity measure) definiert:

$$(12) \quad x := dm_{\text{left target}} - dm_{\text{right target}}$$

3.1.4.3 Kurvenanpassung

Rechtswahlen als Funktion des kritischen Parameters x werden durch Funktionen $\Phi^*(x)$ vom transformierten Gaußtyp angepaßt (Programm M. Betz, Begründung zur Benutzung von Gaußfunktionen vgl. SCHMIDT, 1983).

Dabei gilt:

Gauß-Dichtefunktion: (13)

$$p(x) = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{1}{2} \left(\frac{x - \bar{x}}{\sigma}\right)^2\right)$$

Gauß-Verteilungsfunktion: (14)

$$\Phi(x) = \int_{-\infty}^x p(x) dx$$

modifizierte Gauß-Verteilungsfunktion: (15)

$$\begin{aligned} \Phi^*(x) &= \Phi(x)(1 - 2\text{asympt}) + \text{asympt} \\ &= \Phi(x) + \text{asympt}(1 - 2\Phi(x)) \quad \text{mit } 0 \leq \text{asympt} \leq 0.5 \end{aligned}$$

$\bar{x}$ und σ sind frei zu optimierende Parameter. Zusätzlich wird die Asymptote (asympt) der Anpassung variiert, da bei dem vorliegenden Aufgabentyp auch bei einfachen Unterscheidungsaufgaben 100% Rechts- oder Linkswahlen von den Tieren nicht erreicht werden. Die Lage des 0.5-Wertes von $\Phi^*(x)$ wird dadurch nicht verändert. Die Asymptote wurde nicht als Parameter der Approximation aufgefaßt, sondern für Tiere 1 und 4 auf 98%, für Tiere 2 und 3 auf 95% festgelegt.

Die Qualität der erreichten Kurvenanpassung wird mittels χ^2 -Test abgeschätzt, wobei Datenpunkte mit ähnlichem oder gleichem kritischem Parameter innerhalb von Klassen gemittelt werden.

Die an die Versuchsdaten eines Tiers angepaßte Kurve kann schließlich dazu herangezogen werden, die Richtgwahlen als Funktion der Differenzen in den internen Verzögerungen t_i zum gewählten Referenzziel t_{ref} auszu-

drücken. Damit wird aus den optimierten Gauß-Verteilungsfunktionen ein Erwartungswert für die Leistung der Tiere bei gegebener Zielkombination ablesbar. Diese Darstellung ermöglicht eher als der χ^2 -Test die Auswahl zwischen verschiedenen Modellen, da sie systematische Abweichungen der Anpassung von den Datenpunkten bei bestimmten internen Verzögerungen t_i direkt - nämlich unabhängig von dem bei der Anpassung verwendeten kritischen Parameter - sichtbar macht.

3.2 RESULTATE

Die Entscheidungen von M.lyra für eines der Zweifrontenziele in jedem Phantomzielpaar werden im folgenden nach den beiden in 3.1.4.1 vorgestellten Auswertemodi analysiert. Dazu werden die bei der Datenaufnahme in zufälliger Reihenfolge angebotenen Phantomzielpaare zu Gruppen zusammengefaßt, in denen je ein physikalischer Parameter systematisch variiert. In 3.2 wird die Unterscheidungsleistung als Funktion des in der jeweiligen Gruppe variierten Parameters betrachtet. In 3.3 wird das Wahlverhalten der Tiere als Funktion der in 3.1.4.2 nach (8) mit (11) und (12) postulierten Empfindungsgrößen dargestellt.

Drei experimentelle Situationen werden unterschieden : Zunächst wird die Fähigkeit von M.lyra festgestellt, das in der Andressur mit der Belohnung verknüpfte Referenzziel mit der internen Verzögerung t_{ref} neben Zielen mit anderen internen Verzögerungen t_i zu erkennen, wobei die Amplituden A_1 , A_2 der beiden Echofronten konstant gehalten werden (3.2.1).

In der zweiten Situation müssen sich die Tiere für ein Ziel entscheiden, obwohl beide Ziele eines Paares sich in ihrer internen Verzögerung t_i von der Referenz unterscheiden. Auch hier werden A_1 und A_2 nicht variiert (3.2.2).

Schließlich werden die Effekte untersucht, die für variierte Amplituden A_1 , A_2 der beiden Echofronten auftreten (3.2.3).

3.2.1 Wahl des Referenzziels

Die Wahl des Referenzziels mit $t_{\text{ref}} = 7.77 \mu\text{s}$ durch die Tiere 1, 2, 3 ist in Abb.3.7 dargestellt. Drei Besonderheiten fallen auf:

(1) Während die Tiere zufällig wählen, wenn auf beiden Seiten das Referenzziel geboten wird, können bereits

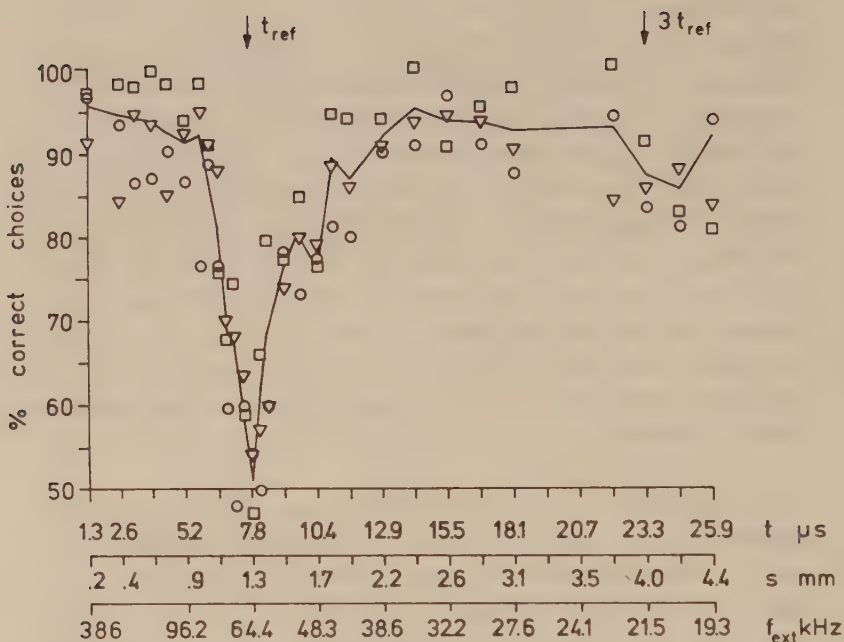


Abb.3.7: Unterscheidung des belohnten Referenzziels mit $t_{ref} = 7.77 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten von unbelohnten Zielen mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung durch drei *M.lyra*, symbolisiert durch Rechtecke, Kreise und Dreiecke. Jedem Datenpunkt liegen mindestens 30 Anflüge zugrunde. Die Leistung der Tiere (% correct choices) ist als Funktion der internen Verzögerung t_i des unbelohnten Ziels aufgetragen (t_i μs , obere Abszisse). Die durchgezogene Linie stellt die lineare Interpolation des gewichteten Mittels für die drei Tiere dar. t_{ref} und $3t_{ref}$ sind durch Pfeile markiert. Die mittlere Abszisse gibt die Tiefe des jeweiligen Zweifrontenziels (s mm) nach $s = v_s \times t_i / 2$ ($v_s = 340$ m/s), die untere Abszisse die Frequenz für das Auftreten des ersten Minimums im entsprechenden Interferenzmuster (f_{ext} kHz) nach $f_{ext} = 1/2 t_i$ an. Man beachte die Nichtlinearität der f_{ext} -Skala.

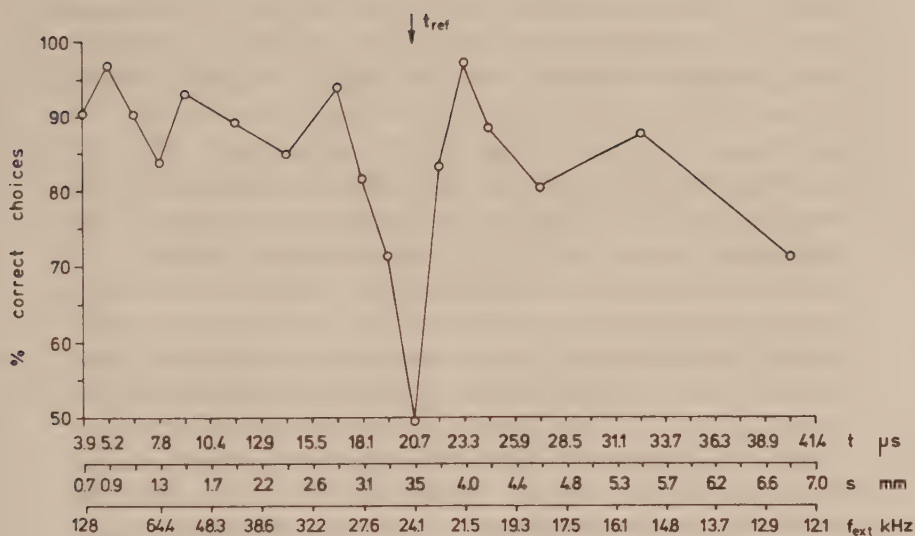


Abb.3.8: Unterscheidung des belohnten Referenzziels mit $t_{\text{ref}} = 20.71 \mu\text{s}$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten von unbelohnten Zielen mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = A_2 = 0$ dB durch ein Individuum der Art M.lyra. Gemäß der Wahl von t_{ref} ändert sich f_{ext} in diesem Fall zunächst nur wenig, wenn t_i um t_{ref} variiert wird. Erläuterungen vgl. Abb.3.7.

Phantomziele von der Referenz unterschieden werden (75%-Schwellenkriterium vgl. 3.1.4.1 Datenpunkte), deren interne Verzögerung t_i um nur etwa 1 μ s von t_{ref} abweicht. Dem entspricht eine Auflösung von Differenzen in der Strukturtiefe von nur 0.2 mm! In den spektralen Interferenzmustern ist dabei die Position der ersten Minima für $t_i = t_{ref} + 1 \mu$ s um 7.3 kHz, für $t_i = t_{ref} - 1 \mu$ s sogar um 9.4 kHz verschoben.

(2) Bei Verwendung einer linearen Zeitachse wie in Abb.3.7 ist der Anstieg der Unterscheidungsleistung nicht symmetrisch um t_{ref} ; bezüglich der durch f_{ext} gegebenen Frequenzachse steigt die Unterscheidungsleistung dagegen symmetrisch an.

(3) Um $t_i = 2 t_{ref} = 15.5 \mu$ s entscheiden sich die Tiere in mehr als 90% aller Wahlen für das Referenzziel. Im Bereich von $3 t_{ref}$ hingegen fällt die Leistung aller drei Tiere wieder ab; hier stehen die Interferenzmuster des Referenzziels und des unbelohnten Ziels in harmonischer Beziehung zueinander, d.h. der das Referenzziel charakterisierende spektrale Einbruch bei 64.4 kHz tritt auch für ein Ziel mit $t_i = 3 t_{ref}$ wieder auf.

Die Befunde zeigen also charakteristisch von der Betrachtungsweise im Zeit- bzw. Frequenzbereich abhängige qualitative Eigenschaften, und könnten damit wesentlich zur Klärung der Verarbeitungsmechanismen beitragen.

Die Leistung von Tier 4 bei der Erkennung eines Referenzziels mit $t_{ref} = 20.71 \mu$ s ist in Abb.3.8 dargestellt. Die - interpolierte - 75%-Unterscheidungsschwelle wird hier für Phantomzielpaare mit $t_i \approx t_{ref} - 1.5 \mu$ s bzw. $t_i \approx t_{ref} + 1.2 \mu$ s erreicht. Dem entspricht eine Verschiebung der beiden ersten Minima in den Interferenzfiguren um 1.9 kHz bzw. 1.3 kHz. Die Frequenzdifferenzen, um die das erste Minimum der Interferenzfiguren verschoben ist, unterscheiden sich in der Umgebung von t_{ref} nur wenig; eine ausgeprägte Asymmetrie wie in Abb.3.7 ist also auch dann nicht zu erwarten, wenn spektrale Merkmale der Echos für die Unterscheidung genutzt würden; sie könnte aber aufgrund

der wenigen Datenpunkte von nur einem Tier ohnehin nur schwer erkannt werden. Auffällig ist ferner das Absinken der Leistung des Tiers für $t_i = 2 t_{\text{ref}} = 41.42 \mu\text{s}$ unter die 75%-Schwelle.

In der Andressur wurde für die interne Verzögerung t_i des unbelohnten Ziels für die Tiere 1 mit $3 t_i > t_{\text{ref}}$ und für Tier 4 $t_i < t_{\text{ref}}$ gewählt. Bei hinreichend großen Zeitdifferenzen $\Delta t = |t_i - t_{\text{ref}}|$ entscheiden sich dennoch alle 4 Tiere sowohl bei $t_i < t_{\text{ref}}$ als auch bei $t_i > t_{\text{ref}}$ für das Referenzziel. Dieses Verhalten kann nicht aus einem direkten Vergleich zwischen den angebotenen Zielen resultieren, indem etwa das Ziel mit dem jeweils höherfrequenten spektralen Einbruch oder der jeweils kleineren internen Verzögerung gewählt würde. Es läßt vielmehr darauf schließen, daß tatsächlich eine interne Repräsentation des belohnten Ziels gebildet wird, wie sie der in 3.3.1 formulierte Modellrahmen voraussetzt.

3.2.2 Wahl zwischen zwei von der Referenz verschiedenen Zielen

Wie ähnlich muß nun ein angebotenes Ziel dem Referenzziel sein, um gewählt zu werden? Um dieser Frage nachzugehen, wurden den Fledermäusen zwei von der Referenz verschiedene Ziele zur Auswahl angeboten. Alle drei Tiere akzeptierten die verallgemeinerte Versuchssituation; an ihrer Verhaltensweise im Experiment war nicht erkennbar, ob das Referenzziel in einem Phantomzielpaar enthalten war oder nicht.

In Abb.3.9 sind die Ergebnisse von zwei Versuchsserien für unbelohnte Ziele mit der internen Verzögerung $t_- = 4.52 \mu\text{s}$ bzw. $t_- = 23.3 \mu\text{s}$ dargestellt, in denen die interne Verzögerung des belohnten Ziels t_+ um $t_{\text{ref}} = 7.77 \mu\text{s}$ variiert ist. Obgleich die Tiere - wie in 3.2.1 gezeigt - in einem Experiment, in dem das Referenzziel angeboten wird, Abweichungen der internen

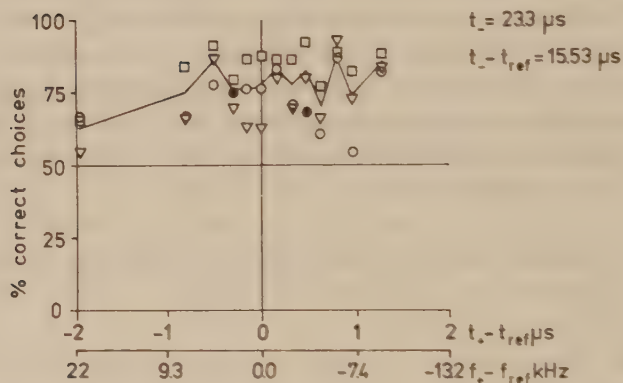
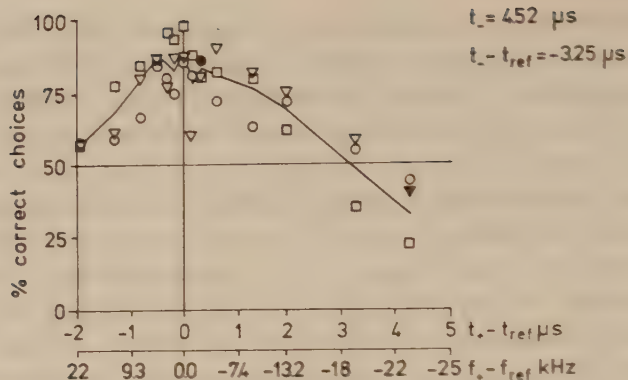


Abb.3.9: Unterscheidungsleistung von drei *M.lyra* (symbolisiert durch Rechtecke, Kreise und Dreiecke) für Phantomzielpaare, die das Referenzziel mit $t_{ref} = 7.77 \mu s$ nicht enthalten. Aus weniger als 30 Anflügen ermittelte Datenpunkte sind durch gefüllte Symbole gekennzeichnet. Wahlen für das belohnte Ziel t_+ (% correct choices) sind als Funktion der Differenz zwischen der internen Verzögerung des belohnten Ziels und der Referenz aufgetragen ($t_+ - t_{ref} \mu s$, obere Abszisse). Die durchgezogene Linie stellt die lineare Interpolation des gewichteten Mittels für die drei Tiere dar. Die zweite Abszisse gibt die entsprechenden Differenzen der Frequenzen an, bei denen das erste Minimum in den Interferenzmustern auftritt ($f_+ - f_{ref}$). Die interne Verzögerung des unbelohnten Ziels t_- beträgt für die oberen Graphen $4.52 \mu s$, für die unteren $23.31 \mu s$. Die horizontale Linie markiert das Zufallsniveau (50 %), bei der vertikalen Linie sind t_+ und t_{ref} identisch ($t_+ = t_{ref}$).

Verzögerung t_i von t_{ref} in der Größenordnung von 1 μs wahrnehmen können, entscheiden sie sich auch für $|t_+ - t_{ref}| > 1 \mu s$ für eines der beiden Ziele. Die Zieleigenschaften bestimmen auch in diesen Fällen die Seitenwahlen, da die Leistung der Tiere teilweise signifikant vom Zufallsniveau verschieden ist. Aufgrund dieser Resultate wäre es denkbar, daß die Fledermäuse nicht nur ein erlerntes Referenzziel wiedererkennen, sondern eine flexiblere Strategie verfolgen: Sie wählen das der Referenz ähnlichere Ziel, selbst wenn dieses erkennbar von der Referenz abweicht!

Unter der - später diskutierten - Annahme, daß die Differenz der internen Verzögerungen ein Maß für die Ähnlichkeit zwischen dem Testziel und dem Referenzziel darstellt, werden daraus typische Merkmale des in Abb.3.9 zusammengefaßten Wahlverhaltens verständlich:

(1) Für $t_- = 23.3 \mu s$ bleibt die Leistung jeder Fledermaus über den gesamten getesteten Bereich im Mittel gleich. Dies ist zu erwarten, da die Abweichung der internen Verzögerung des belohnten Ziels von der Referenz immer sehr klein gegenüber der Differenz in den internen Verzögerungen zwischen dem unbelohnten Ziel und der Referenz ist.

(2) Für $t_- = 4.52 \mu s$ fällt die Leistung aller drei Tiere mit zunehmenden Abweichungen des belohnten Ziels von der Referenz ab: Für $t_+ - t_{ref} < 0$ wird die interne Verzögerung des belohnten Ziels zum unbelohnten Ziel hin verschoben; die beiden Ziele werden einander ähnlicher, die Leistung der Tiere fällt erwartungsgemäß. Für $t_+ - t_{ref} > 0$ ist das Zufallsniveau bei $|t_+ - t_{ref}| = 3.25 \mu s = |t_- - t_{ref}|$ erreicht; hier können zwar beide Ziele voneinander und von der Referenz unterschieden werden, sind dieser aber offenbar in etwa gleich ähnlich. Für $t_+ = 11.98 \mu s$ ist die mittlere Leistung der drei Tiere signifikant ($n = 112$, Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 1\%$, vgl. S.47 KOLLER, 1967) verschieden vom Zufallsniveau, das unbelohnte Ziel wird bevorzugt gewählt. In diesem Fall weicht das unbelohnte Ziel nur 3.25 μs , das belohnte dagegen 4.21 μs von der

Referenz ab!

Das Wahlverhalten der Fledermäuse bei zwei von der Referenz verschiedenen Zielen wurde außerdem für die in Tabelle 3.1 aufgeführten Phantomzielpaare untersucht.

Für die Zielpaare 111 und 113 mit $|t_+ - t_{\text{ref}}| = |t_- - t_{\text{ref}}|$ entscheiden die Tiere zufällig (auch die Leistung von Tier 3 liegt wegen der geringen Stichprobenzahl im Zufallsbereich). Eine Bevorzugung des Ziels mit $t_i < t_{\text{ref}}$, die aufgrund der Asymmetrie des Anstiegs der Unterscheidungsleistung um t_{ref} zu erwarten wäre, ist nicht statistisch zu sichern. Für Zielpaar 114 wählen die Fledermäuse (Tier 3: geringe Stichprobengröße) bevorzugt das in seiner internen Verzögerung weniger von der Referenz abweichende Ziel ($n = 107$, Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 1\%$).

Besonders interessant im Hinblick auf den postulierten Verarbeitungsmechanismus ist das Verhalten der Tiere für Zielpaar 52. Belohnt wird hier die Wahl des Ziels mit der internen Verzögerung $t_+ = 3 t_{\text{ref}} = 23.3 \mu\text{s}$; das unbelohnte Ziel hat die interne Verzögerung $t_- = 2 t_{\text{ref}} = 15.5 \mu\text{s}$. Die Tiere entscheiden sich in 60.3% aller Fälle - d.h. signifikant ($n = 116$, Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 5\%$, S.45, KOLLER, 1967) - für das belohnte Ziel. Das bedeutet:

(1) Die - oben verwendete - Zeitdifferenz zur Referenz versagt in diesem Fall als Maß für die Ähnlichkeit, da sich die Tiere dann für das unbelohnte Ziel entscheiden müßten.

(2) Falls eine Verwertung spektraler Information stattfindet, darf sie sich nicht auf den für das Referenzziel besonders charakteristischen Bereich um 64.4 kHz beschränken; das belohnte Ziel weist ebenfalls einen Einbruch um 64.4 kHz auf und die Leistung der Tiere sollte entsprechend besser sein. Die Resultate legen vielmehr eine breitbandige Verwertung spektraler Information durch die Fledermäuse nahe.

Ziel- Zielpara- paar meter μ s			Stichprobe / Entscheidungsleistung n % Richtigwahlen									
Nr.	t_-	t_+	Tier 1		Tier 2		Tier 3		Mittel			
			n	%	n	%	n	%	n	%		
52	15.53	23.30	53	66	32	53	31	58	116	60*		
111	6.48	9.06	52	52	24	54	15	87	91	58		
113	5.18	10.36	60	52	22	41	8	88	90	52*		
114	5.82	7.11	77	66	24	67	6	33	107	64*		

Tabelle 3.1: Übersicht über weitere offerierte Phantomzielpaare mit zwei von der Referenz verschiedenen Zielen; angegeben sind neben den Parameterkonstellationen für beide Ziele eines Paares die Stichprobengrößen und der Prozentsatz an Richtigwahlen für die Einzeltiere und alle drei Tiere zusammen. Vom Zufallsniveau signifikant verschiedene mittlere Entscheidungsleistungen sind mit * markiert; weitere Erläuterungen vgl. Text.

Ziel- Zielpara- paar meter μ s				Stichprobe / Entscheidungsleistung n % Richtigwahlen									
Nr.	t_- μ s	A1,A2 dB	t_+ μ s	A1,A2 dB	Tier 1		Tier 2		Tier 3		Mittel		
					n	%	n	%	n	%	n	%	
99	15.09	-3, 0	7.33	-3, 0	62	94	45	91	47	91	154	92	
83	14.64	-6, 0	6.88	-6, 0	84	86	52	92	50	80	186	86	
97	14.23	-9, 0	6.44	-9, 0	70	81	46	76	30	73	146	78	
109	3.45	-3, 0	7.33	-3, 0	72	74	46	87	35	83	153	80	
85	3.45	-6, 0	6.88	-6, 0	50	78	43	81	31	68	124	77	
71	15.53	-3,-3	6.88	-6, 0	38	95	32	81	28	82	98	87	
73	15.53	-6,-6	5.99	-12, 0	57	95	35	63	30	63	122	78	
104	9.55	0,-12	6.88	-6, 0	63	65	43	49	24	71	130	61	
105	8.66	0,-6	6.66	-6, 0	64	56	40	48	21	52	125	53	

Tabelle 3.2: Übersicht über weitere offerierte Phantomzielpaare mit variierten relativen Amplituden A1, A2 der beiden Echofronten; angegeben sind neben den Parameterkonstellationen für beide Ziele eines Paares die Stichprobengrößen und der Prozentsatz an Richtigwahlen für die Einzeltiere und alle drei Tiere zusammen; weitere Erläuterungen vgl. Text.

3.2.3 Effekte der Variation der Echoamplituden auf das Wahlverhalten

Es wurden sowohl der Einfluß der maximal erreichbaren Echoamplituden als auch die Effekte einer relativen Abschwächung der Amplituden A_1 , A_2 der beiden ein Ziel konstituierenden Echofronten auf das Wahlverhalten untersucht.

Der Echoschalldruck wird im vorliegenden Experiment vom Schalldruck des vom Tier ausgesandten Lautes und der Orientierung der Fledermaus relativ zum Meßmikrophon bestimmt. Unter diesen Umständen darf erwartet werden, daß die Begrenzung der maximal erreichbaren Gesamtamplitude eines Echos für den Ähnlichkeitsvergleich mit dem Referenzziel in weiten Grenzen irrelevant ist, da die Echoamplitude erstens vom Tier selbst bestimmt werden kann und zweitens keine bezüglich der Zielparameter eines Zweifrontenziels charakteristische Information darstellt.

Die Tiere wählen ein belohntes Ziel mit $t_{\text{ref}} = 7.77 \mu\text{s}$ weitgehend unabhängig von seiner Gesamtamplitude, selbst wenn die Amplitude des unbelohnten Ziels nicht entsprechend abgeschwächt wird (vgl. Abb. 3.10). Nur eine Fledermaus zeigt bereits einen Leistungseinbruch bei der halben erreichbaren Maximalamplitude. Wie bei den beiden übrigen Tieren ist der Leistungsabfall hier - anders als bei der Wahl zwischen zwei von der Referenz verschiedenen Zielen, vgl. 3.2.2 - von einer Verhaltensänderung begleitet: Mit zunehmender Abschwächung entschieden sich die Tiere nur zögernd oder blieben an der Abflugstange hängen.

Bei einer relativen Abschwächung der Amplituden A_1 , A_2 der beiden Echofronten nimmt die Leistung der Tiere dagegen als Funktion der Abschwächung einer Echofront ab (vgl. Tabelle 3.2), wie das Antwortverhalten für die Zielpaare 99, 83, 97 sowie 109 und 85 bei zwei verschiedenen internen Verzögerungen des unbelohnten Ziels

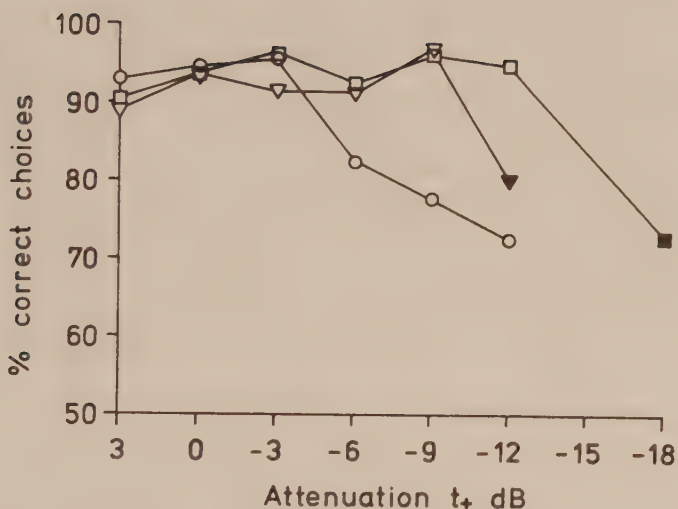


Abb.3.10: Unterscheidung eines unbelohnten Ziels mit $t_i = 15.54 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten von einem belohnten Ziel t_+ mit $t_i = 7.77 \mu s$, $A_1 = A_2$, als Funktion der Abschwächung der Gesamtamplitude von t_+ ; t_+ entspricht für $A_1 = A_2 = 0$ dB dem Referenzziel; bei $t_+ = 3$ dB ist die Amplitude des belohnten Ziels gegenüber der Referenz um 3 dB verstärkt. Aus weniger als 30 Anflügen ermittelte Datenpunkte sind durch gefüllte Symbole gekennzeichnet.

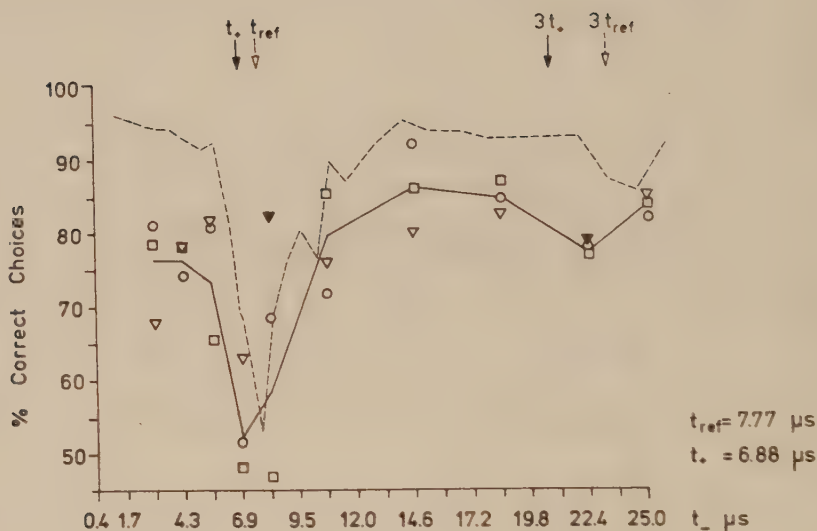


Abb.3.11: Unterscheidung eines belohnten Ziels t_+ mit $t_i = 6.88 \mu s$, $A_1 = -6 \text{ dB}$, $A_2 = 0 \text{ dB}$ Abschwächung der beiden Echofronten von unbelohnten Zielen t_- mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = -6 \text{ dB}$, $A_2 = 0 \text{ dB}$ durch drei *M.lyra*, symbolisiert durch Rechtecke, Kreise und Dreiecke. Die Leistung der Tiere ist als Funktion der Verzögerung t_i des unbelohnten Ziels ($t_- \mu s$) aufgetragen. Aus weniger als 30 Anflügen ermittelte Datenpunkte sind durch gefüllte Symbole gekennzeichnet. Die durchgezogene Linie stellt die lineare Interpolation des gewichteten Mittels für die drei Tiere dar. Die gestrichelte Linie gibt zum Vergleich die mittlere Leistung der Tiere für die Unterscheidung des Referenzziels von anderen Zielen an (vgl. Abb.3.7). t_{ref} und $3 t_{ref}$, sowie t_+ und $3 t_+$ sind durch Pfeile markiert.

t_- für eine Abschwächung von A_1 in beiden Zielen um 3 dB - Schritte zeigt.

Für eine Abschwächung der Amplitude A_1 der ersten Echofront beider Ziele eines Paares um 6 dB wurde dieser Effekt in Abhängigkeit von der internen Verzögerung des unbelohnten Ziels t_- näher bestimmt (Abb.3.11). Die durch die Phasenverschiebung (vgl. 3.1.1.3 Phantomziel-generator: Akustische Eigenschaften) für $A_1 = -6$ dB auftretende zusätzliche Zeitverzögerung der ersten Echofront beträgt $\Delta t = t_+ - t_{\text{ref}} = 0.89 \mu\text{s}$; der beobachtete Leistungsabfall ist - von den im vorhergehenden (3.2.2) Abschnitt präsentierten Daten ausgehend - nicht mit der Zeitdifferenz Δt zu erklären. Gegenüber Phantomzielpaaren, bei denen die erste Echofront nicht abgeschwächt ist ($A_1 = 0$ dB), ist die mittlere Leistung der drei Tiere um etwa 10% schlechter. Das durch den Kurvenverlauf gekennzeichnete, charakteristische Entscheidungsverhalten bleibt jedoch erhalten: Auch hier ist eine Asymmetrie im Anstieg der Unterscheidungsleistung um t_+ und ein Leistungseinbruch bei $3 t_+$ festzustellen.

In Tabelle 3.2 ist außerdem das Wahlverhalten für weitere Phantomzielpaare zusammengefaßt, bei denen die relativen Amplituden der beiden Echofronten A_1, A_2 variiert sind, (Zielpaare 71,73,104,105). Die erhaltenen Resultate sollten durch die unten beschriebenen Modelle ebenfalls beschrieben werden.

3.3 MODELLE

Ziel der Modellbildung ist es, eine einheitliche Beschreibung zu finden, die unter den gegebenen Versuchsbedingungen das Wahlverhalten der Fledermäuse für beliebige Zweifrontenziele vorausszusagen gestattet. In einem Verhaltensexperiment kann nicht der Anspruch erhoben werden, die Physiologie eines Verarbeitungsmechanismus zu klären; die in den Modellen postulierten Prozesse sollten jedoch externe Kriterien erfüllen, das heißt, den durch die Biologie und Physiologie der Tiere gegebenen Randbedingungen entsprechen. Damit kommt den Modellen der Charakter von funktionellen Hypothesen zu. Im folgenden wird zunächst der durch die Versuchsbedingungen bestimmte Modellrahmen analysiert (3.3.1) und die hier getesteten Modelle werden kurz charakterisiert (3.3.2). Anschließend werden die zur Beurteilung der Erklärungsleistung angelegten internen Kriterien vorgestellt (3.3.3), um schließlich das Wahlverhalten der Tiere als Funktion der in den Modellen vorgeschlagenen kritischen Parameter diskutieren zu können (3.3.4). Implikationen des favorisierten Modells werden in 3.3.5 aufgezeigt.

3.3.1 Modellrahmen

Welche Anforderungen werden an das Tier im oben beschriebenen (vgl. 3.1.2) Zweifachwahlexperiment gestellt?

In der Andressur lernen die Tiere, ein bestimmtes Objekt, das sog. Referenzziel, mit einer Belohnung zu assoziieren (operante Konditionierung). Um das Referenzziel erkennen zu können, müssen sie aus den zur Verfügung stehenden Echoparametern eine Abbildung dieses Ziels extrahieren und diese Abbildung mit einer im Gedächtnis vorhandenen Repräsentation des Referenzziels vergleichen. Ein wesentlicher Teil der Andressur wird darin bestehen, eine interne Repräsentation des Referenz-

renzziels zu erwerben; diese wird von den Lauttypen und vom Hörsystem der Tiere gleichermaßen bestimmt. In der Zweifachwahlsituation genügt es dann keineswegs, die beiden gebotenen Ziele direkt miteinander zu vergleichen, um zu einer Entscheidung zu gelangen. Vielmehr müssen die Tiere in jedem Versuchsdurchgang beide angebotenen Ziele mit der internen Repräsentation des Referenzziels vergleichen und dann das dieser internen Repräsentation ähnlichere auswählen, um die Belohnung zu erhalten. Die von den Tieren benutzten Ähnlichkeitskriterien sind hier Gegenstand der Untersuchung.

In Abb.3.12 ist ein diesen Anforderungen entsprechender Modellrahmen skizziert.

(1) Die Echos werden einer bestimmten Seite und damit einem Ziel zugeordnet (Lateralization).

(2) Aus jedem Echo wird eine Abbildung des angeordneten Ziels extrahiert (Parameter Extraction) und mit der bereits erworbenen internen Repräsentation des Referenzziels (Memory Reference) verglichen (Dissimilarity Measure Formation).

(3) Der aus dem Vergleich resultierende Modellparameter wird derjenigen Seite zugeordnet, von der das Echo kam (L/R Switch).

(4) Da die Tiere immer Lautfolgen aussenden, und angenommen werden kann, daß sie für eine Entscheidung diese Echosequenzen auch nutzen, werden die aus den jeweiligen Sequenzen für ein Ziel bestimmten Modellparameter gemittelt (Zwischenspeicher, Average Sample L/R).

(5) Der Vergleich der gemittelten Modellparameter für die beiden Ziele (Comparator) liefert den für die Entscheidung der Tiere kritischen Parameter.

(6) Die Entscheidung für eine Seite (Decision) ist als Antwortverhalten des Tiers (Behaviour) meßbar.

In sämtlichen Verarbeitungsstufen ist zusätzlich Systemrauschen zu berücksichtigen; für ein gegebenes Zielpaar werden die gemessenen Antworten des Tiers also einer Wahrscheinlichkeitsverteilung folgen.

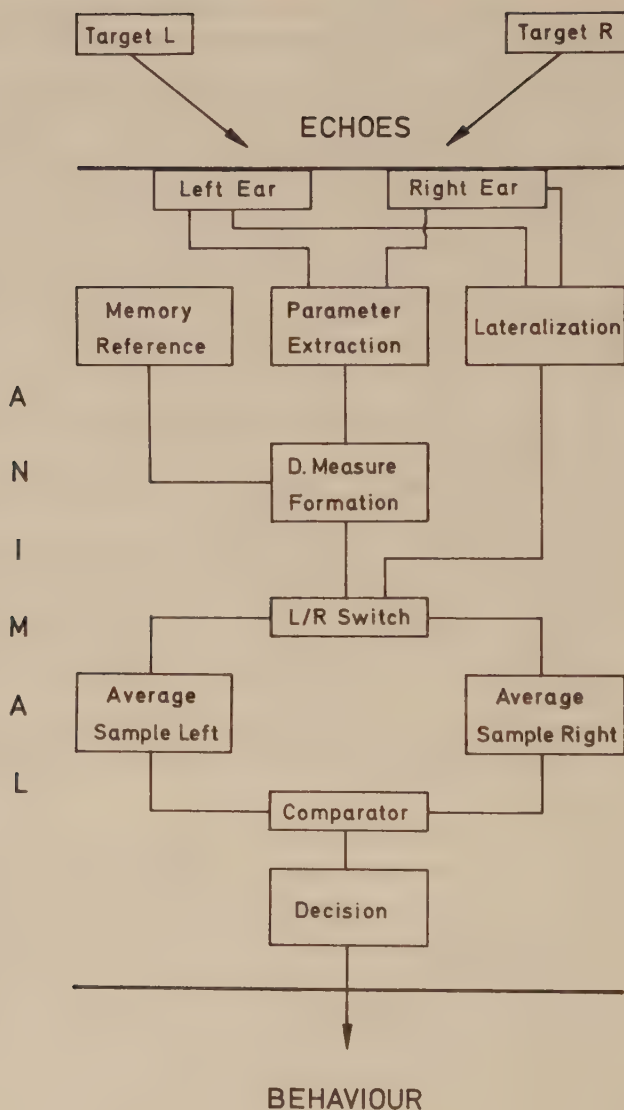


Abb.3.12: Übersicht über die vom Tier in den vorgestellten Zweifachwahlexperimenten zur Strukturunterscheidung geforderte Verarbeitung: Das Schema zeigt den bei der Interpretation der Versuchsdaten zugrundeliegenden Modellrahmen auf; weitere Erläuterungen vgl. Text.

In den in dieser Arbeit vorgestellten Modellen werden die folgenden Funktionen explizit formuliert:

(Funktion 1) Die Bildung des Modellparameters (Dissimilarity Measure Formation), wobei hier Annahmen über die verwendeten physikalischen Parameter (Parameter Extraction) und die Gedächtnisleistung (Memory Reference) eingehen (vgl. 3.1.4.2 Modellparameter);

(Funktion 2) der Vergleich zwischen den den beiden Zielen zugeordneten Modellparametern (Comparator), aus dem der kritische Parameter ermittelt wird und

(Funktion 3) die Entscheidung für eines der beiden Ziele (Decision) in Abhängigkeit vom kritischen Parameter (vgl. 3.1.4.1 Datenpunkte und 3.1.4.3 Kurvenanpassung).

Die übrigen Funktionen werden hier als unproblematisch betrachtet:

So wird angenommen, daß jedes relevante Echo klar einem der beiden Ziele zugeordnet werden kann (Lateralization), und die anfallenden Modellparameter dem richtigen Zwischenspeicher für die Mittelung zugewiesen werden (L/R Switch). Diese Voraussetzungen dürften angesichts der Lateralisationsleistungen von M.lyra bei hinreichend großen Echoamplituden und bei dem Winkel von mehr als 30°, unter dem die beiden Ziele in der gegebenen Versuchssituation erscheinen, erfüllt sein (vgl. WITZKE, 1987). Die Mittelung der Modellparameter wird nicht untersucht; es wird lediglich angenommen, daß der Gedächtnisinhalt der beiden Zwischenspeicher nach jeder Seitenwahl der Tiere wieder vergessen wird, so daß die vorhergehenden Versuchsdurchgänge die Entscheidung der Tiere nicht beeinflussen.

3.3.2 Eigenschaften der getesteten Modelle

Die Bildung des in den Modellen als kritisch angenommenen Parameters x (Funktion 2) nach (12) (vgl. 3.1.4.2) und die Modellierung des Entscheidungsverhaltens (Funktion 3) durch modifizierte Gauß-Verteilungsfunktionen (vgl. 3.1.4.3) erfolgt bei allen getesteten Modellen auf

die gleiche Weise. Sie unterscheiden sich hingegen in der Bildung des Modellparameters (Funktion 1), das heißt darin, auf welche Weise die Ähnlichkeit zwischen einem angebotenen Ziel und der erworbenen internen Repräsentation des Referenzziels ermittelt wird. Welche Annahmen gehen bei der Bildung der hier getesteten Modellparameter ein, und welche Konsequenzen ergeben sich daraus für das von den Tieren erwartete Verhalten?

3.3.2.1 Zeitdifferenz

Zeitdifferenzmodelle fordern, daß die Differenz in den internen Verzögerungen t_i zwischen dem Testziel und der internen Repräsentation des Referenzziels im Zeitbereich bestimmt wird. Aufgrund der in 3.2 dargestellten Ergebnisse muß dazu angenommen werden, daß die Fledermäuse Zeitdifferenzen in der Größenordnung von 1 μ s auflösen können. Es ist bislang nicht nachgewiesen worden, daß ein neuronales Netzwerk mit chemischen Synapsen Zeitdifferenzen dieser Größenordnung im Zeitbereich kodieren kann; somit entbehren Zeitdifferenzmodelle der physiologischen Grundlage. Dieses externe Kriterium läßt ihre Verwendung problematisch erscheinen.

Die hier benutzte Modellparameterfunktion (Dissimilarity Measure A, vgl.(8) Zeitdifferenz in 3.1.4.2) ergibt sich aus der Zeitdifferenz zwischen Zweifrontenzielen mit der internen Verzögerung t_i und dem jeweiligen Referenzziel mit t_{ref} (Abb.3.14 a, Abb.3.18 a, Abb.3.22 a). Es mag eingewendet werden, daß diese Funktion unrealistisch gewählt ist, da entsprechend dem Weber-Quotienten für die Tondauerunterscheidung erwartet werden könnte, daß die Genauigkeit der Zeitdifferenzmessung mit größeren internen Verzögerungen abnimmt, so daß die beiden Kurvenäste nicht linear ansteigen würden.

Zudem könnte vermutet werden, daß für große Zeitdifferenzen $\Delta t = |t_i - t_{ref}|$ die Modellparameterfunktion einem Grenzwert zustrebt, weit von der Referenz entfernte Ziele also mit einem nicht mehr wesentlich von

der Zeitdifferenz abhängenden Unähnlichkeitsmaß bewertet werden. Eine derartige monotone Transformation, etwa logarithmieren, liefert jedoch keine zusätzlichen Einbrüche im Funktionsverlauf; ein Leistungseinbruch dürfte also auch hier - wie im vorgestellten Modell - nur in der Umgebung von $t_i \approx t_{\text{ref}}$ auftreten.

Die nach (8) ermittelte Modellparameterfunktion ist ferner gegen Amplitudenmodulationen invariant. Dies gilt sowohl für die Gesamtechoamplitude der Testziele und der Referenz, als auch für das Verhältnis der Amplituden A_1 , A_2 der beiden Echofronten eines gegebenen Zweifrontenziels. Entsprechend fallen in Abb.22 a die Funktionen für $A_1 = A_2 = 0$ dB und $A_1 = -6$ dB, $A_2 = 0$ dB zusammen. Es wird also angenommen, daß Echos, insofern sie nur überhaupt wahrgenommen werden, unabhängig vom Echoschalldruck zur Zeitdifferenzmessung gleich gut genutzt werden können.

3.3.2.2 Spektrale Modelle

Im Innenohr findet eine Spektralanalyse mit endlicher Frequenzauflösung statt. Die vorgeschlagenen spektralen Modelle gehen davon aus, daß die zur Verfügung stehende Information zur Bildung des Modellparameters vom Hörsystem breitbandig verarbeitet wird. Diese Annahme entspricht der aufgrund der in 3.2.2 beschriebenen Resultate aufgestellten Forderung.

Grundlage der Modellbildung sind die Reflexionsspektren der den Tieren zur Unterscheidung angebotenen Objekte. Zur Bildung des Modellparameters wird ein Maß für die Ähnlichkeit zweier Spektren - nämlich eines gegebenen Testziels mit dem jeweiligen Referenzziel - gesucht.

Die Reflexivität eines jeden Ziels ist eine Funktion der Frequenz (vgl. Abb.3.3 und 3.4 in 3.1.1.3). Jede solche Funktion kann als Vektor, dessen Komponenten gerade die spektralen Komponenten der Reflexivität des Ziels sind, aufgefaßt werden. Zwei Vektoren in diesem unendlich dimensional abstrakten Vektorraum können auf ähnliche Weise wie Vektoren im dreidimensionalen

Raum miteinander verglichen werden. In den in dieser Arbeit beschriebenen Modellen werden zwei Möglichkeiten für diesen Vergleich genutzt:

Einmal wird der Modellparameter (Dissimilarity Measure B, vgl. (9) RMS der spektralen Differenz in 3.1.4.2) als euklidischer Abstand - das heißt als Länge des Differenzvektors - zwischen den beiden Vektoren definiert. Der Modellparameter hängt folglich für Ziele mit einer gegebenen internen Verzögerung t_i nicht nur vom Verhältnis der Echoamplituden A_1, A_2 (Verhältnis der Vektorlängen) und der relativen spektralen Zusammensetzung (Winkel zwischen den Vektoren), sondern auch von der Gesamtechoamplitude (absolute Vektorlänge) des Testziels ab. Durch eine bloße Variation der Gesamtechoamplitude kann der Modellparameter also beliebige Werte annehmen! Dieser Effekt ist in Abb.3.13 (Dissimilarity Measure B) für zwei Zweifrontenziele gezeigt. Das Modell läßt also erwarten, daß das Wahlverhalten der Tiere von der Lautstärke des zurückkehrenden Echos entscheidend abhängt.

Gemäß den aus der Psychophysik bekannten Empfindungsfunktionen (Weber-Fechner'sches Gesetz) werden bei der Bestimmung des Modellparameters in (9) die Amplituden logarithmisch bewertet. In der Parameterberechnung wird dabei angenommen, daß sich die Tiere in der Versuchssituation für die Parameterbestimmung auf das Meßmikrophon ausrichten.

Die nach (9) berechneten Modellparameter für Testziele mit der internen Verzögerung t_i sind für die beiden angebotenen Referenzziele in Abb.3.15 a, Abb.3.19 a und Abb.3.23 a als Funktion der Zeitdifferenz $\Delta t = t_i - t_{ref}$ zwischen Referenz- und Testzielen dargestellt.

In zwei weiteren Modellen wird der Modellparameter (Dissimilarity Measure C, D, vgl. (10) Spektrale Korrelation I, (11) Spektrale Korrelation II in 3.1.4.2) aus dem normierten Skalarprodukt der beiden Vektoren ermit-

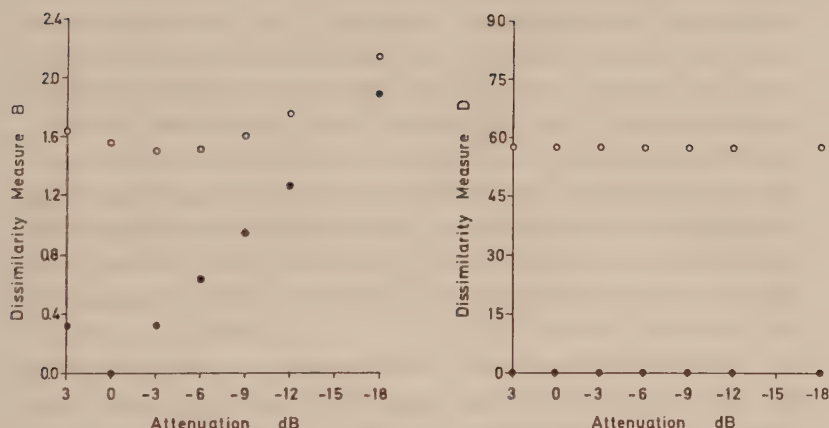


Abb.3.13: Die nach (9) (spektrale Differenz; Dissimilarity Measure B) und (11) (spektrale Korrelation II; Dissimilarity Measure D) ermittelten Modellparameter sind in Abhängigkeit von der Abschwächung der Gesamtamplitude der Echos für Zweifrontenziele mit den internen Verzögerungen $t_i = 15.53 \mu s$ (offene Symbole) bzw. $t_i = 7.77 \mu s$ (gefüllte Symbole) dargestellt; für das Referenzziel gilt dabei $t_{ref} = 7.77 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB. Der mit der spektralen Korrelation II erhaltene Modellparameter ist per definitionem bezüglich der Gesamtamplitude invariant und wird ausschließlich durch t_i bestimmt; für die spektrale Differenz hängt der Modellparameter dagegen auch in durch t_i bestimmter Weise von der Gesamtechoamplitude ab.

telt. Während in (10) das normierte Skalarprodukt selbst, also der Cosinus des Winkels zwischen den beiden Vektoren die Ähnlichkeit zweier Ziele bezeichnet, wird in (11) der zugehörige Winkel als Modellparameter herangezogen. Anders als beim euklidischen Abstand ist für das Skalarprodukt ausschließlich der Winkel zwischen den beiden Vektoren von Bedeutung: Die mit (10) und (11) erhaltenen Modellparameter sind von der Gesamtamplitude der Echos unabhängig (vgl. dazu Abb.3.13, Dissimilarity Measure D); der ein Ziel bezüglich der Referenz kennzeichnende Modellparameter hängt in diesen Modellen ausschließlich von der relativen spektralen Zusammensetzung der Echos und von ihrer relativen Abschwächung ab. Die Struktur eines Objekts wird also unabhängig von der Echoamplitude in einen konstanten Modellparameter abgebildet. Dementsprechend müßte das Verhalten der Tiere von der Amplitude des zurückkehrenden Echos unabhängig sein, insofern dieses überhaupt wahrgenommen werden kann.

Wie unterscheiden sich die nach (10) und (11) berechneten Funktionen? Die Modellparameterfunktion nach (11) steigt für kleine Winkel zwischen den Vektoren steiler an als die nach (10); für größere Winkel unterscheiden sich dagegen die nach (11) ermittelten Parameter kaum. Folglich ergibt sich mit (11) gegenüber (10) eine Kontrastverschärfung für Ziele mit einer internen Verzögerung t_i t_{ref} .

Die nach (10) berechneten Modellparameter für Testziele mit der internen Verzögerung t_i sind für die beiden angebotenen Referenzziele in Abb.3.16 a und Abb.3.20 a, die nach (11) berechneten in Abb.3.17 a, Abb.3.21 a und Abb.3.24 a als Funktion der Zeitdifferenz $\Delta t = t_i - t_{ref}$ aufgetragen.

Alle spektralen Modelle haben Symmetrieeigenschaften im Frequenzbereich; die Modellparameter als Funktion von Δt sind dagegen nicht symmetrisch um t_{ref} und nicht monoton. Für Versuchssituationen, in denen das Referenzziel angeboten wird (vgl.3.2.1.1), sagen sie einen

nicht symmetrischen Anstieg der Unterscheidungsleistung als Funktion von Δt um t_{ref} und einen Leistungseinbruch um $t_i = 3 t_{\text{ref}}$ voraus.

Bei der Berechnung der Modellparameter nach (9), (10) und (11) werden in der vorliegenden Arbeit folgende Bedingungen eingehalten:

(1) Die spektrale Gewichtsfunktion $b(f)$ (vgl. 3.1.4.2) legt den zur Bildung des Modellparameters beitragenden Frequenzbereich auf 15 kHz - 100 kHz fest, wobei ein konstanter Schallintensitätsdichtepegel zwischen 25 kHz und 90 kHz angenommen wird.

(2) Die Integrale werden numerisch mit einer Schrittweite von 1 kHz approximiert. Diese Frequenzauflösung liegt in der Größenordnung der für Megaderma lyra im Ultraschallbereich zu erwartenden Frequenzgruppenbreiten (noch nicht abgeschlossene Experimente, H. Sedlmeier) und ist damit für die Bestimmung der Modellparameter hinreichend.

Eine Verbesserung der mit den spektralen Modellen erzielten Anpassungen ist durch die Berücksichtigung der Frequenzgruppenbreiten und der mittleren spektralen Zusammensetzung der tatsächlich in der Unterscheidung benutzten Laute, das heißt für eine modifizierte, der Biologie der Tiere entsprechende spektrale Gewichtsfunktion $b'(f)$ denkbar.

3.3.3 Interne Kriterien zur Beurteilung der Erklärungsleistung

Zwei interne Kriterien werden zur Auswahl zwischen alternativen Modellen herangezogen: die Abweichung der Versuchsdaten von der angepaßten Modellfunktion, und die Leistungsfähigkeit bezüglich einer einheitlichen Beschreibung aller erhobenen Versuchsdaten.

(1) Die Qualität der Kurvenanpassung für die verschiedenen Gruppen von Phantomzielpaaren wird mit Hilfe des χ^2 -Tests abgeschätzt. Die den χ^2 -Testwerten für die gegebene Anzahl an Freiheitsgraden entsprechenden

Modell	Abb.	oTier	Konf.%	Test.%	*
Zeitdifferenz	3.14 b	o 1	>99.9	<0.01	*
"	3.14 c	o 2	99	1	*
"	3.14 d	o 3	>99.9	<0.01	*
"	3.18 b	o 4	>99.9	<0.01	*
"	3.14 b	1	>99.9	<0.01	*
"	3.14 c	2	>99.9	<0.01	*
"	3.14 d	3	>99.9	<0.01	*
"	3.22 b	1	95	5	*
"	3.22 c	2	95	5	*
"	3.22 d	3	50	50	
spektr.Diff.	3.15 b	o 1	50	50	
"	3.15 c	o 2	1	99	
"	3.15 d	o 3	30	70	
"	3.19 b	o 4	50	50	
"	3.15 b	1	99	1	*
"	3.15 c	2	80	20	
"	3.15 d	3	99.9	0.01	*
"	3.23 b	1	80	20	
"	3.23 c	2	80	20	
"	3.23 d	3	90	10	
spektr.Korr.I	3.16 b	o 1	>99.9	<0.01	*
"	3.16 c	o 2	95	5	*
"	3.16 d	o 3	80	20	
"	3.20 b	o 4	99	1	*
"	3.16 b	1	>99.9	<0.01	*
"	3.16 c	2	>99.9	<0.01	*
"	3.16 d	3	97.5	2.5	*
spektr.Korr.II	3.17 b	o 1	>99.9	<0.01	*
"	3.17 c	o 2	2.5	97.5	
"	3.17 d	o 3	20	80	
"	3.21 b	o 4	50	50	
"	3.17 b	1	70	30	
"	3.17 c	2	90	10	
"	3.17 d	3	80	20	
"	3.24 b	1	70	30	
"	3.24 c	2	70	30	
"	3.24 d	3	80	20	

Tabelle 3.3: Für die vier getesteten Modelle ist die Qualität der Kurvenanpassung (Konfidenzniveau Konf.% und die zugehörige Teststärke Test.%) für die in den Abb.3.14 mit Abb.3.24 dargestellte Auswahl von Datenpunkten angegeben. Die sich auf die offenen Symbole in den Abbildungen beziehenden Werte sind mit o gekennzeichnet. Fälle, in denen die Datenpunkte mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 5\%$ signifikant von der Anpassung verschieden sind, sind durch * markiert. In diesen Fällen kann die entsprechende Kurvenanpassung die Datenpunkte nicht zufriedenstellend erklären.

Konfidenzniveaus sind für die in Abb.3.14 mit Abb.3.24 gezeigten Anpassungen in Tabelle 3.3 angegeben.

(2) Ist die - gesuchte - einheitliche Beschreibung für das Wahlverhalten der Fledermäuse gefunden, fallen die Kurvenanpassungen für eine beliebige Auswahl von Datenpunkten zusammen. Die Erklärungsleistung eines Modells ist daher umso höher, je besser die mit diesem Modell erhaltenen Kurvenanpassungen für die verschiedenen Gruppen von Phantomzielpaaren übereinstimmen.

Ein Modell ist zu verwerfen, wenn für bestimmte Parameterkonstellationen lokale systematische Abweichungen der Datenpunkte von der angepaßten Modellkurve festgestellt werden.

3.3.4 Wahlverhalten als Funktion der in den Modellen postulierten kritischen Parameter

Das Wahlverhalten der Tiere ist in Abb.3.14 mit Abb.3.24 als Funktion der kritischen Parameter aufgetragen, die den angebotenen Phantomzielpaaren in den verschiedenen Modellen zugeordnet werden. Teilabbildung a gibt den Modellparameter als Funktion der Zeitdifferenz Δt zwischen der internen Verzögerung t_i des jeweiligen Ziels und der Referenz an. Die Leistung der Tiere ist in den Teilabbildungen b, c und d dargestellt.

Die erhaltenen Kurvenanpassungen machen deutlich, daß die Tiere keine ausgeprägten Seitenpräferenzen zeigen: die Schwerpunkte der Kurven liegen eng um den Nullpunkt der Parameterachse.

Für die einzelnen Modelle ergeben sich deutliche Unterschiede :

Das Zeitdifferenzmodell ist nicht nur unbefriedigend, weil es eine Zeitauflösung im Bereich von 1 μ s voraussetzt. Es muß in der vorliegenden Form auch aufgrund von internen Kriterien abgelehnt werden:

(1) In 9 der 10 getesteten Fälle wird die getroffene

Abb.3.14 - Abb.3.17: In a sind die nach (8) mit (11) ermittelten Modellparameter (Dissimilarity Measure A B C D) als Funktion der Zeitdifferenz Δt (μs) zwischen Zweifrontenzielen mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten und dem Referenzziel mit $t_{ref} = 7.77 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung aufgetragen. In b, c, d wird das Wahlverhalten von Tier 1,2,3 (% Choices to the Right) als Funktion des kritischen Parameters x (Δ Dissimilarity Measure) angegeben. Offene Symbole beziehen sich auf Versuche mit Phantomzielpaaren, in denen das Referenzziel enthalten war, gefüllte Symbole auf solche, in denen es nicht geboten wurde. Außerdem sind die optimierten Gauß-Verteilungsfunktionen nach (15) angegeben: Die gestrichelte Linie bezieht sich dabei auf die offenen, die durchgezogene Linie auf die gefüllten Symbole. Da die Erwartungswerte für richtige Entscheidungen der Tiere in den hier beschriebenen Experimenten selbst für einfache Aufgaben kleiner als 100 % sind, wurden die Asymptoten der Verteilungsfunktion zwischen 2% und 98 % (Tier 1), bzw. 5% und 95 % (Tiere 2, 3) festgelegt.

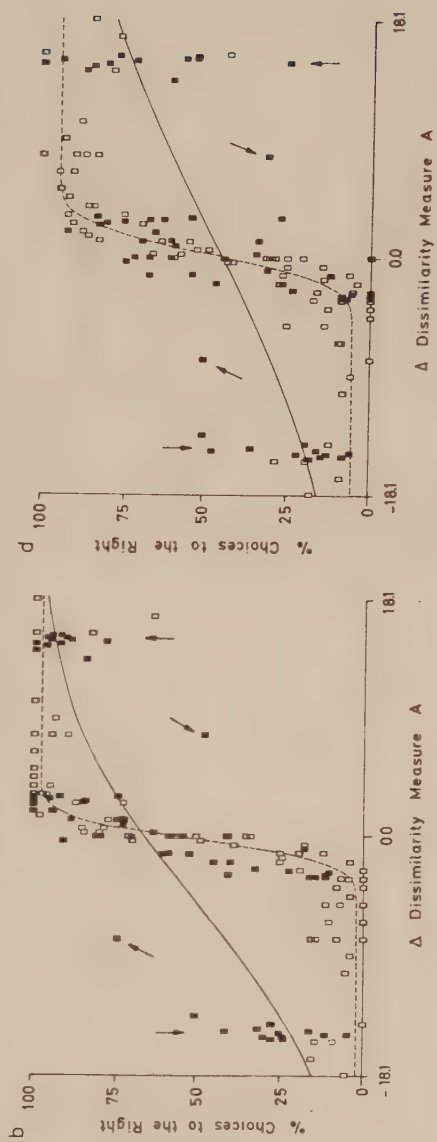
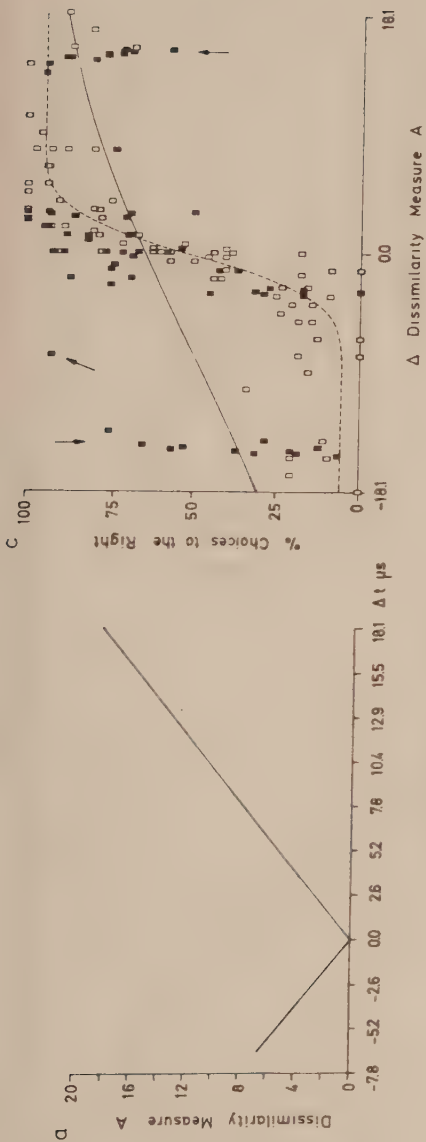


Abb.3.14: Modellannahme: Zeitdifferenzmessung nach (8)

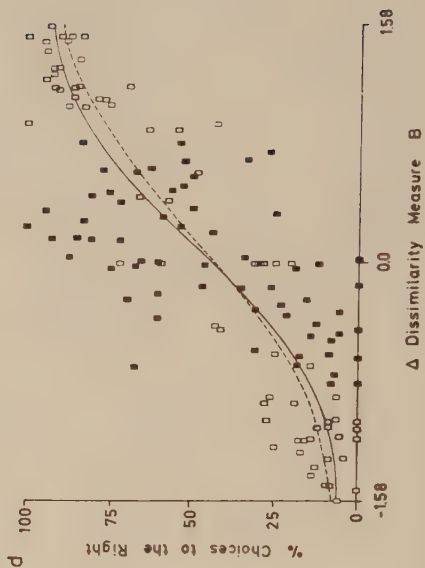
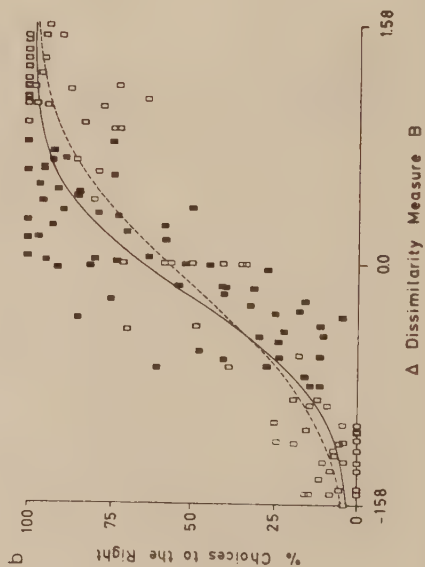
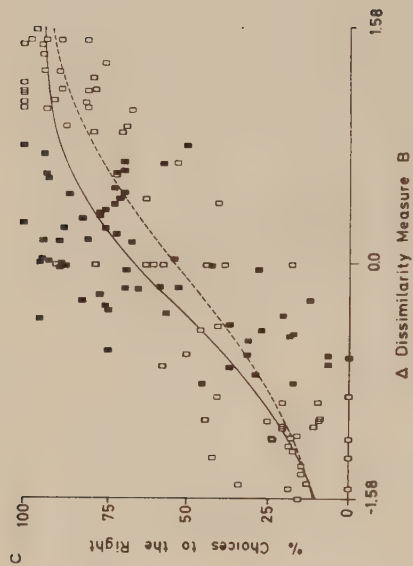
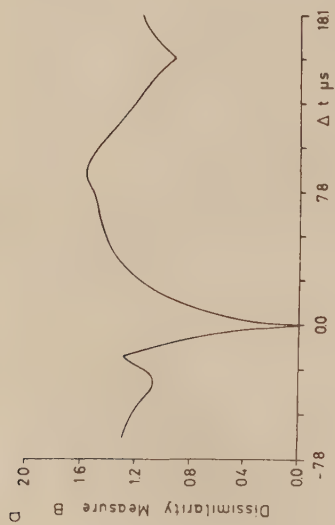


Abb.3.15: Modellannahme: spektrale Differenz nach (9)

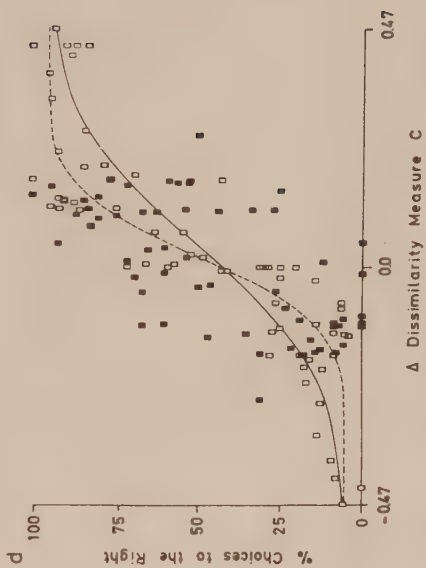
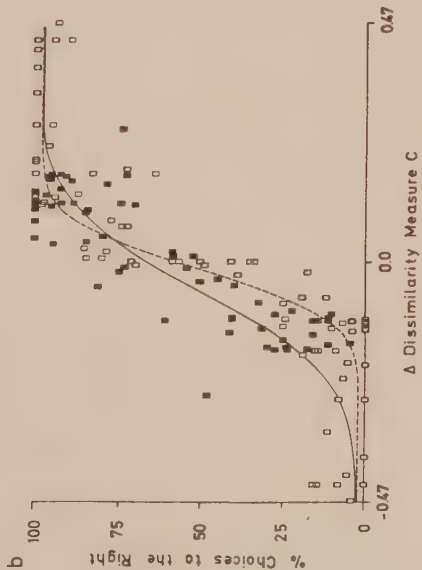
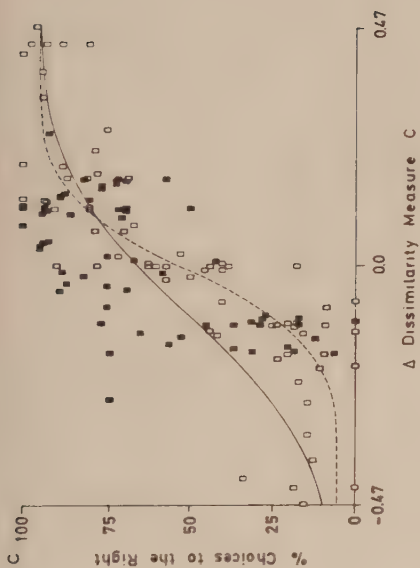
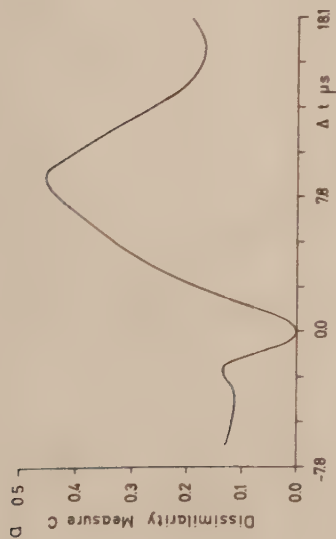


Abb.3.16: Modellannahme: spektrale Korrelation I nach (10)

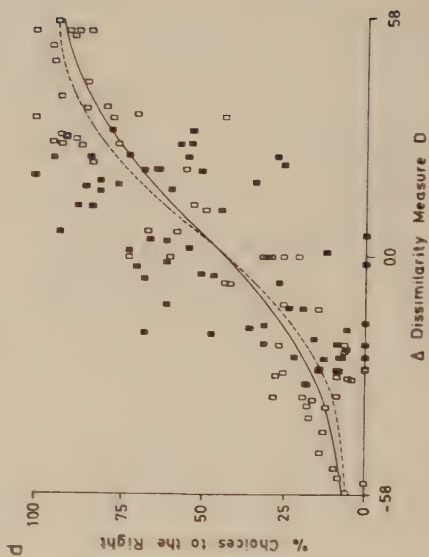
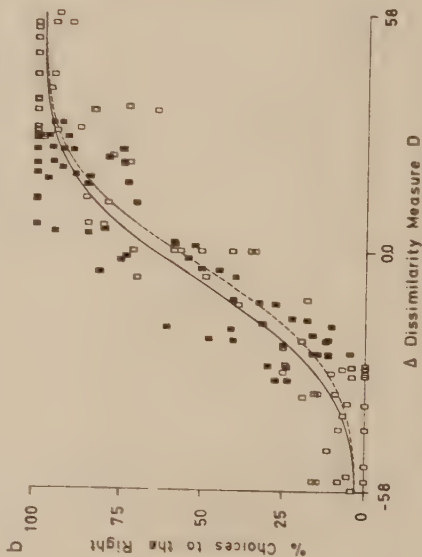
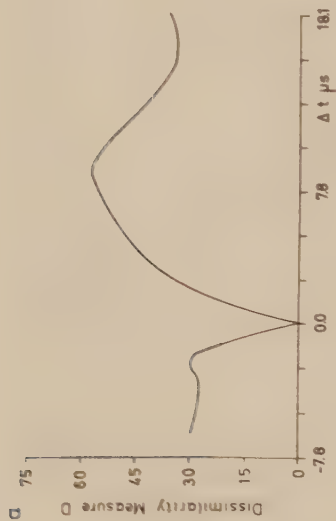


Abb.3.17: Modellannahme: spektrale Korrelation II nach (11)

Abb.3.18 - Abb.3.21: In a sind die nach (8) mit (11) ermittelten Modellparameter (Dissimilarity Measure A B C D) als Funktion der Zeitdifferenz Δt (μs) zwischen Zweifrontenzielen mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten und dem Referenzziel mit $t_{ref} = 20.71 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung aufgetragen. In b, wird das Wahlverhalten von Tier 4 (% Choices to the Right) als Funktion des kritischen Parameters (Δ Dissimilarity Measure) angegeben. Die Asymptote der Verteilungsfunktion wurde zwischen 2% und 98 % festgelegt; weitere Erläuterungen vgl. Abb.3.14 - 3.17

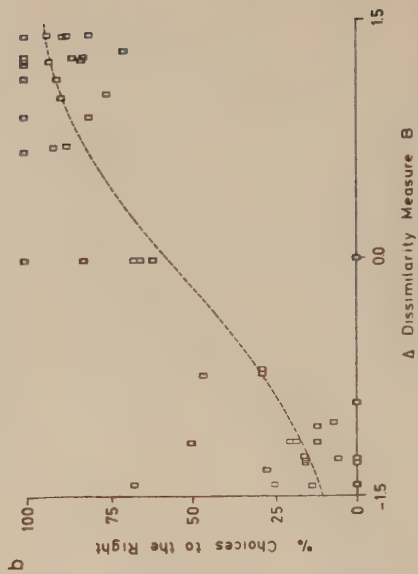
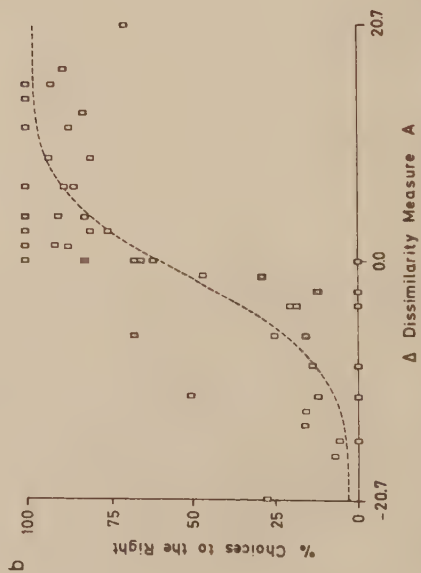
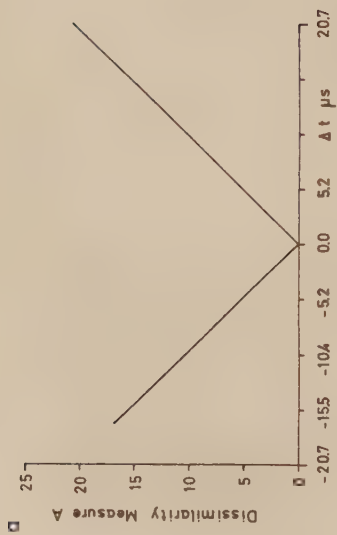


Abb.3.18: Modellannahme: Zeitdifferenzmessung
nach (8)

Abb.3.19: Modellannahme: spektrale Differenz
nach (9)

Abb.3.20: Modellannahme: spektrale Korrelation I
nach (10)

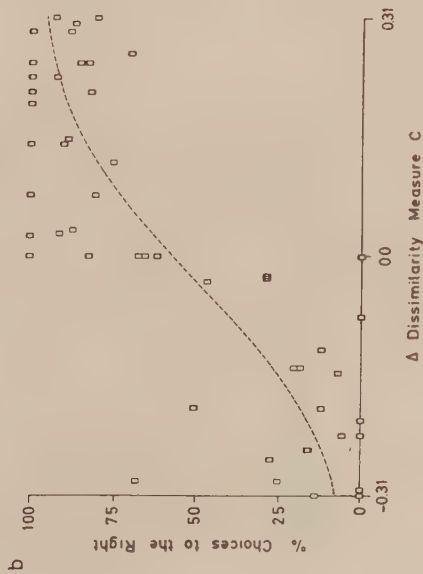
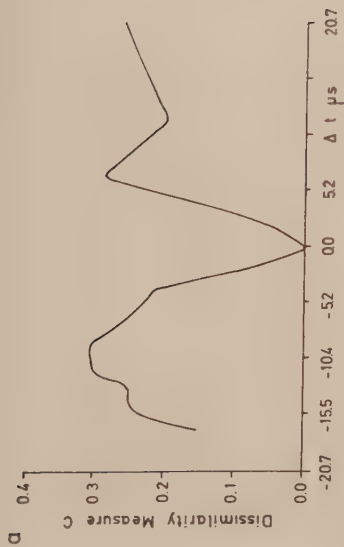


Abb.3.21: Modellannahme: spektrale Korrelation II
nach (11)

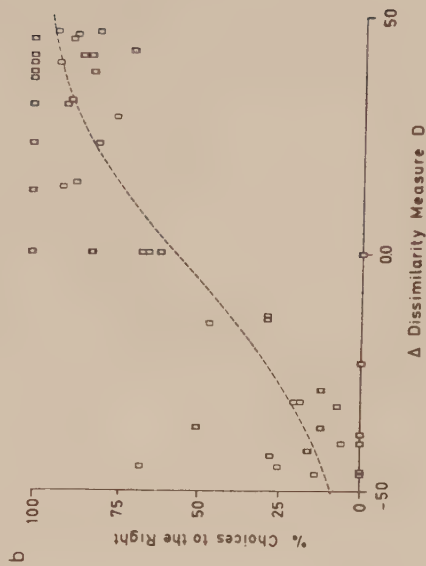
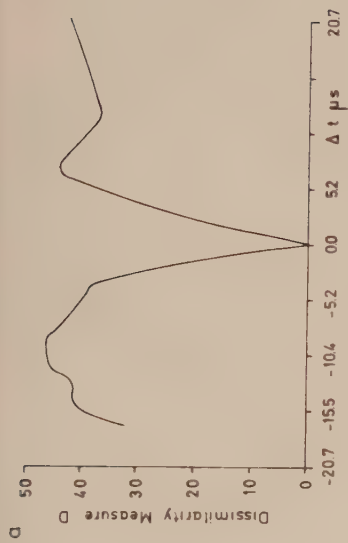


Abb.3.22 - Abb.3.24: Die durchgezogene Linie in a gibt die nach (8) (9) und (11) ermittelten Modellparameter (Dissimilarity Measure A B D) als Funktion der Zeitdifferenz Δt (μs) zwischen Zweifrontenzielen mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = -6$ dB, $A_2 = 0$ dB Abschwächung der beiden Echofronten und dem Referenzziel mit $t_{ref} = 7.77 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung an. Die gestrichelte Linie stellt zum Vergleich die Modellparameter als Funktion der Zeitdifferenz Δt für Zweifrontenzielen dar, bei denen keine der Echofronten abgeschwächt wird ($A_1 = A_2 = 0$ dB). In b, c, d wird das Wahlverhalten von Tier 1, 2, 3 (% Choices to the Right) als Funktion des kritischen Parameters (Δ Dissimilarity Measure) angegeben. Offene Symbole beziehen sich auf Versuche mit Phantomzielpaaren, in denen $A_1 = A_2 = 0$ dB gilt, gefüllte Symbole auf solche, in denen $A_1 = -6$ dB, $A_2 = 0$ dB beträgt; weitere Erläuterungen vgl. Abb.3.14 - 3.17

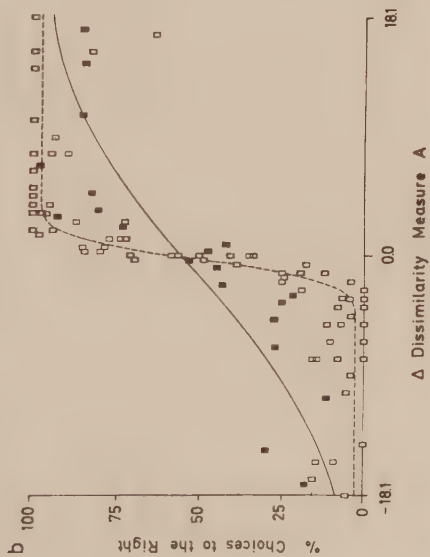
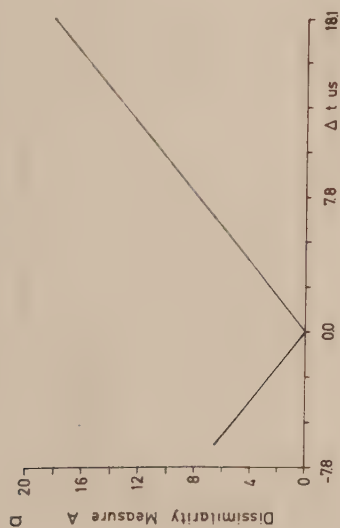
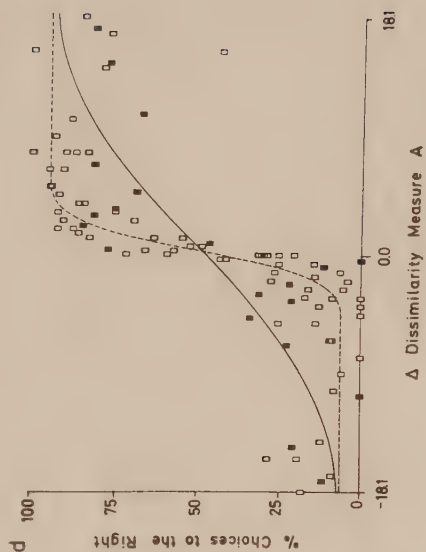
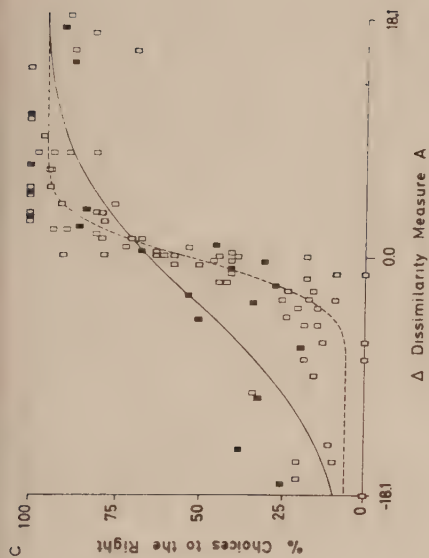


Abb.3.22: Modellannahme: Zeitdifferenzmessung nach (8)

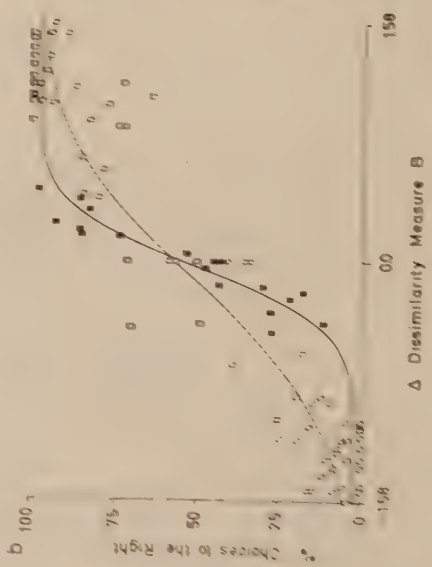
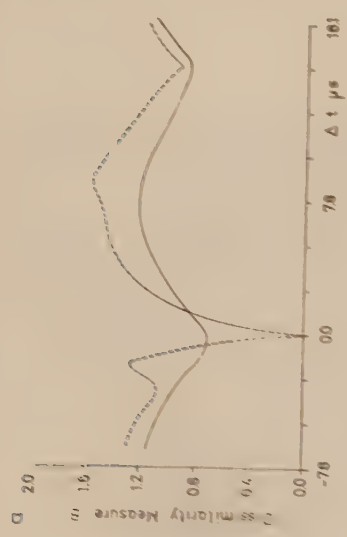
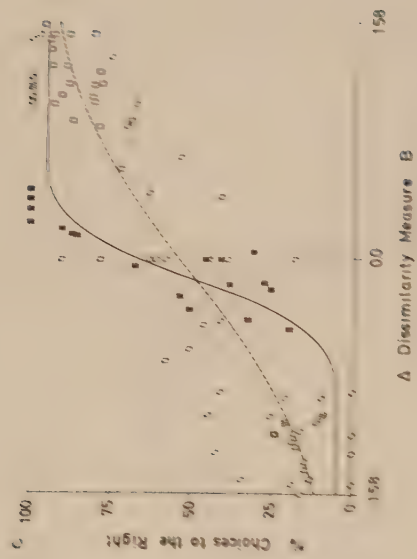


Abb. 3.23: Modellannahme: spektrale Differenz nach (9)

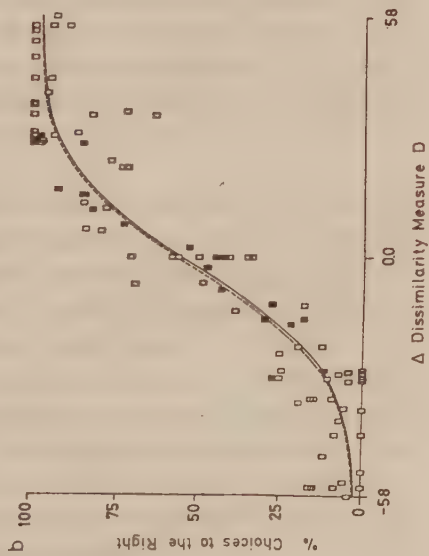
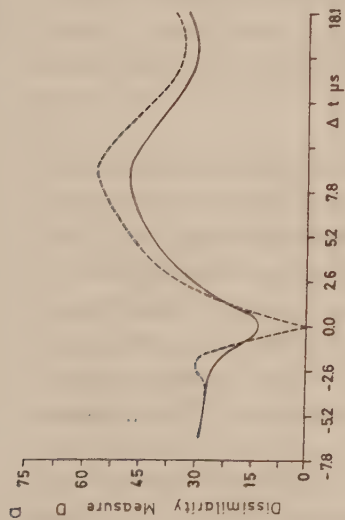
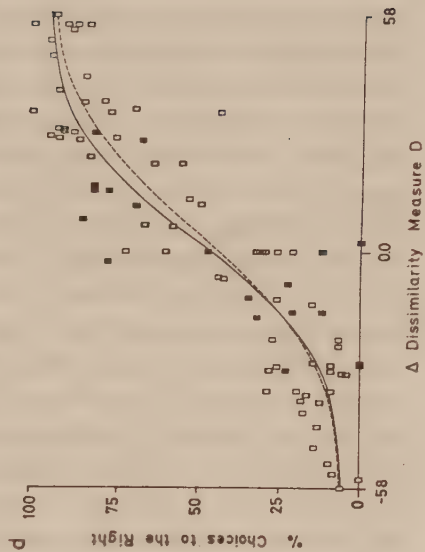
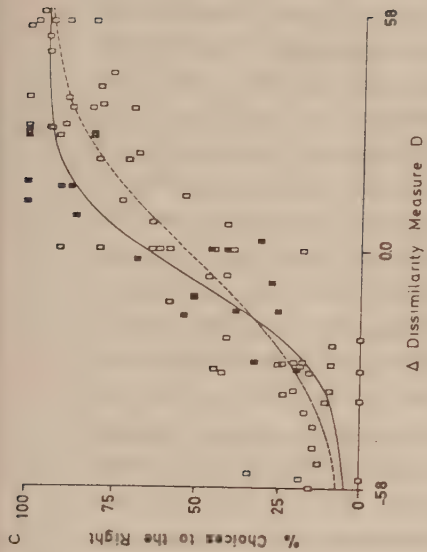


Abb.3.24: Modellannahme: spektrale Korrelation II nach (11)

Auswahl von Datenpunkten nicht von der Anpassung erklärt (vgl. Tabelle 3.3).

(2) Werden belohnte Ziele mit $t_+ \approx t_{\text{ref}} = 7.77 \mu\text{s}$ mit einem unbelohnten Ziel mit $t_- = 3 t_{\text{ref}}$ angeboten, weicht die Leistung aller drei Tiere systematisch vom durch die Anpassung gegebenen Erwartungswert ab. Unter Annahme einer Binomialverteilung ergibt sich eine signifikante Abweichung der Datenpunkte von der Anpassung bei allen drei Tieren auch für Zielpaare mit einem belohnten Ziel mit $t_+ = 3 t_{\text{ref}}$ und einem unbelohnten Ziel mit $t_- = 2 t_{\text{ref}}$ (Pfeile in Abb.3.14).

(3) Die Kurvenanpassungen an die für Phantomzielpaare mit einer abgeschwächten Echofront gemessenen Datenpunkte unterscheiden sich bei demselben Tier deutlich von denjenigen für Zielpaare mit nicht abgeschwächten Echofronten (vgl. Abb.3.22).

Um die in Abb.3.14 auffälligen lokalen systematischen Abweichungen zu beseitigen, müßte ein modifiziertes Zeitdifferenzmodell gewährleisten, daß für bestimmte Zeitdifferenzen Δt der Modellparameter mit wachsendem Δt abnimmt. Zusätzlich dürfte die modifizierte Funktion im Zeitbereich bezüglich $\Delta t = 0 \mu\text{s}$ auch keine Symmetrieeigenschaften mehr aufweisen. Dies wirft freilich die Frage auf, inwiefern ein solches Modell noch als Zeitmodell bezeichnet werden kann.

Werden die internen Kriterien an die spektralen Modelle angelegt, ergibt sich folgendes Bild:

(1) Für dieselbe Auswahl von Datenpunkten wie beim Zeitdifferenzmodell repräsentieren die mit der spektralen Differenz erhaltenen Anpassungen die jeweiligen Datenpunkte in 8 von 10 Fällen, die mit der spektralen Korrelation II erhaltenen sogar in 9 von 10 Fällen. Die unter Annahme der spektralen Korrelation I erhaltenen Anpassungen stimmen dagegen nur in 2 von 7 Fällen mit den zugehörigen Datenpunkten überein (vgl. Tabelle 3.3). Diese Modellvariante wird deshalb verworfen.

(2) Für alle getesteten spektralen Modelle weichen ein-

zelne Datenpunkte - unter Zugrundelegung der Binomialverteilung - signifikant von der angepaßten Kurve ab. Es treten jedoch keine systematischen Abweichungen für dieselben Parameterkonstellationen bei mehreren Tieren auf. Die im Fall des Zeitdifferenzmodells regelmäßig vorhandenen, auffälligen lokalen Abweichungen werden von den spektralen Modellen erklärt (vgl. Abb. 3.15, Abb. 3.16, Abb. 3.17, Abb. 3.23, Abb. 3.24).

(3) Die beste Übereinstimmung der für jedes Tier für die verschiedenen Gruppen von Phantomzielpaaren resultierenden Anpassungen ergibt sich für die spektrale Korrelation II (vgl. Abb. 3.17, Abb. 3.24).

In Abb. 3.25 wird die Leistung der Tiere schließlich dem Erwartungswert gegenübergestellt, der aus den optimierten Gaußverteilungsfunktionen für die Zeitdifferenzmessung und die spektrale Korrelation II folgt (vgl. 3.1.4.3 Kurvenanpassung). In dieser Darstellung wird besonders deutlich, daß das Zeitdifferenzmodell für interne Verzögerungen des unbelohnten Ziels um $t_i = 3 t_{ref}$ im Gegensatz zum spektralen Modell das Entscheidungsverhalten der Tiere nicht erklären kann.

3.3.5 Spektrale Korrelation II als funktionelle Hypothese

Von den hier vorgestellten Modellen sagt die spektrale Korrelation II das Wahlverhalten aller vier Fledermäuse für alle getesteten Gruppen von Phantomzielpaaren am besten voraus. Damit wird folgende funktionelle Hypothese formuliert:

Die Tiere verarbeiten zur Unterscheidung von Zweifrontenzielen mit Hilfe der Echoortung breitbandig die spektrale Struktur der Echos; die Unterscheidungsleistung hängt nur vom relativen spektralen Gehalt des Testechos im Vergleich zu einem erlernten Referenzecho, nicht aber von der Gesamtamplitude des Testechos ab, insofern dieses überhaupt wahrgenommen werden kann (akustische Objektkonstanz).

Abb.3.25: Erklärungsleistung alternativer Modelle: Zeitdifferenzmessung versus spektrale Korrelation II. Das Wahlverhalten von 3 Tieren (% Choices to the Right) ist als Funktion der Zeitdifferenz Δt (μs) zwischen Zweifrontenzielen mit der internen Verzögerung t_i , $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung und dem Referenzziel mit $t_{ref} = 7.77 \mu s$, $A_1 = A_2 = 0$ dB Abschwächung aufgetragen. Liegende Rechtecke bezeichnen Datenpunkte für Aufgabenstellungen, in denen das Referenzziel rechts (obere Bildhälfte), aufrecht stehende solche, in denen es links angeboten wurde (untere Bildhälfte). Die beiden durchgezogenen Linien geben den Erwartungswert für die Leistung der Tiere in Abhängigkeit von Δt an, der sich aus der Kurvenanpassung für ein bestimmtes Modell beim jeweiligen Tier ergibt. In der oberen Reihe (Fit A) ist die aus der Zeitdifferenzmessung abgeleitete, in der unteren Reihe (Fit D) die der spektralen Korrelation II entsprechende Anpassung eingezeichnet. Die gestrichelte Linie bezeichnet den Erwartungswert für $\Delta t = 0 \mu s$ und stellt damit ein Maß für eine Seitenbevorzugung durch die Fledermäuse dar; sie ist bei keinem Tier ausgeprägt.

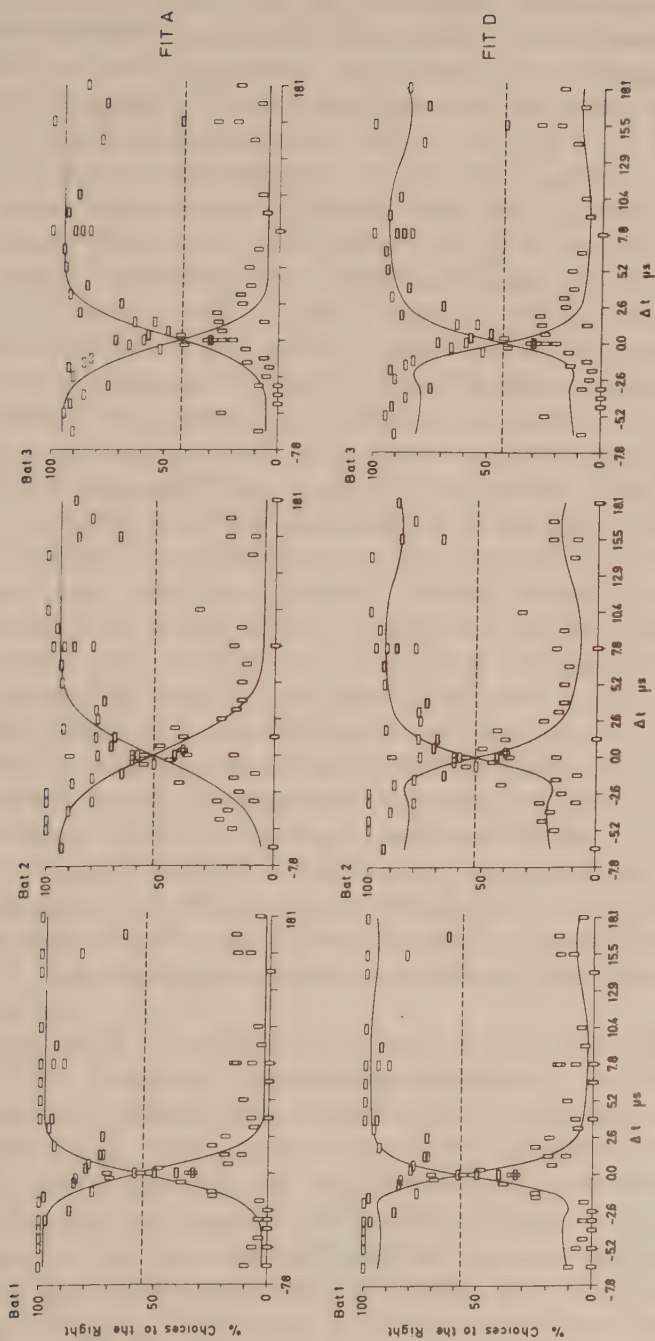


Abb.3.25: Erklärungsleistung alternativer Modelle

Tatsächlich wird im Wahlverhalten der Tiere für Parameterkonstellationen, in denen die Gesamtechoamplitude eines Testziels variiert wird, eine derartige Objektkonstanz deutlich: Die Fledermäuse wählen ein belohntes Ziel mit $t_+ = t_{\text{ref}} = 7.77 \mu\text{s}$ weitgehend unabhängig von seiner Gesamtamplitude. Ihre Leistung nimmt nicht allmählich mit der Echoamplitude ab; vielmehr entscheiden sich die Tiere ab einer bestimmten, individuell unterschiedlichen Abschwächung nicht mehr für eines der beiden angebotenen Ziele (vgl. 3.2.1.3, Abb.3.10).

Die Vorzüge einer solchen akustischen Objektkonstanz sind offensichtlich: Erkennt eine Fledermaus Objekte mit unterschiedlicher spektraler Struktur - und das wurde in dieser Arbeit gezeigt - kann sie die einlaufenden Echos sukzessive mit einem Suchbild vergleichen. Ein einmal aufgrund des Vergleichs als interessant eingestuftes Objekt wird dann ein konstantes Abbild im echoverarbeitenden System erzeugen, während sich die Fledermaus dem Objekt nähert, obgleich die empfangenen Echos zunehmend lauter werden. Zudem sind auch Schwankungen im Schalldruckpegel des auf das Ziel auftreffenden Signals für das Abbild des Objekts ohne Bedeutung. Damit könnte die Entwicklung einer akustischen Objektkonstanz die Grundlage für eine effiziente Nutzung der spektralen Strukturanalyse bilden. Die hier favorisierte Hypothese mag also eine Vorstellung davon vermitteln, wie Fledermäuse mit einem breitbandigen Echoortungssystem auch in stark strukturierter Umgebung Objekte erkennen und zielstrebig verfolgen können.

Schließlich soll noch eine weitere Eigenschaft der oben formulierten Hypothese herausgestellt werden:

Strukturerkennung und -unterscheidung beruhen hier ausschließlich auf der Analyse von Echos. Das unterscheidet dieses Konzept von Modellen wie dem Optimalempfänger, bei dem die Information gerade aus dem Vergleich zwischen dem ausgesandten Laut und dem empfangenen Echo gezogen wird. Während es dort notwendig ist, daß sich das Tier eine exakte Replik jedes Lautes merkt, ist es

hier für die Bildung des kritischen Parameters unwichtig, die genaue Struktur jedes einzelnen Lautes zu kennen; es genügt vielmehr, daß sich die Summenspektren der in Richtung der beiden zu unterscheidenden Ziele ausgesandten Lautsequenzen gleichen.

Ist Strukturerkennung aber eine Leistung des Hörsystems, muß sie auch unabhängig von der Lautaussendung, das heißt passiv akustisch möglich sein. Dies wurde für einige Parameterkonstellationen bei zwei Tieren überprüft: Dazu wurden anstelle der Vokalisation des Tieres Weißbrauschpulse (Grenzfrequenz 100 kHz) von 1 ms Dauer mit niedriger Wiederholrate (≈ 2 Hz bis 10 Hz) auf den Eingang des Phantomzielgenerators gegeben. Damit war einerseits der zeitliche Bezug zwischen Vokalisation und "Echo" zerstört, andererseits wiesen die "Echos" eine andere Frequenz - Zeitstruktur auf als die Laute. Lediglich die durch den Phantomzielgenerator bestimmte spektrale Zusammensetzung der Echos blieb erhalten.

Mit dieser Situation konfrontiert zögerten die Tiere zunächst, zeigten aber schon nach wenigen Versuchsdurchgängen ihr übliches Verhalten. Die für die gleichen Parameterkonstellationen erhaltenen Unterscheidungsleistungen konnten nicht von denjenigen unterschieden werden, bei denen den Tieren die eigenen Laute modifiziert zurückgespielt wurden. Zusammen mit der Tatsache, daß die Fledermäuse die veränderte Versuchssituation problemlos akzeptierten, legt dieses Ergebnis den Schluß nahe, daß in beiden Fällen die Unterscheidung der Phantomziele auf den gleichen Verarbeitungsmechanismen basiert.

Damit könnte freilich spekuliert werden, daß das akustische Strukturunterscheidungsvermögen der Fledermäuse keine spezifische Anpassung des Echoortungssystems darstellt, die sich erst im Rahmen der Echoortung entwickelt hat, wie dies der Optimalempfänger fordern würde, sondern vielmehr eine generelle Fähigkeit des Hörsystems, die bei der "Erfindung" der Echoortung mit Breitbandlauten zur Verfügung stand.

4. ALLGEMEINE DISKUSSION

4.0 ZIELSETZUNG

In den vorangehenden Kapiteln wurde gezeigt, daß Megaderma lyra mit Hilfe der Echoortung Objekte anhand ihrer inneren Eigenschaften unterscheiden kann, und wie dieses Strukturunterscheidungsvermögen mit einem Modell, das auf der Analyse der spektralen Zusammensetzung der Echos beruht, erklärt werden könnte.

Hier soll nun versucht werden, Bezüge zu anderem Material herzustellen. In 4.1 werden Ergebnisse eines Experiments zum Entfernungsauflösungsvermögen bei echoortenden Fledermäusen skizziert und mit den in dieser Arbeit beschriebenen Resultaten verglichen. In 4.2 wird der SIMMONS'sche Gebrauch der Optimalempfängertheorie zur Erklärung der Unterscheidungsleistungen echoortender Fledermäuse diskutiert.

4.1 DIE SPEKTRALE HYPOTHESE IM KONTEXT ANDERER ERGEBNISSE

Ein Vergleich der Ergebnisse dieser Arbeit mit den Resultaten aus anderen Strukturunterscheidungsexperimenten mit echoortenden Fledermäusen ist wenig sinnvoll, da die Versuchsansätze sich voneinander unterscheiden und die angebotenen Ziele in der Regel in ihren physikalischen Eigenschaften nicht hinreichend beschrieben sind (vgl. 1. Einführung und 3.0 Problemdefinition).

In jüngster Zeit hat hingegen MOGDANS (1987) ein von SCHNITZLER (SCHNITZLER & HENSON, 1980; SCHNITZLER, MENNE, HACKBARTH, 1985) vorgeschlagenes Experiment durchgeführt, das das Entfernungsaufhebungsvermögen durch Echoortung bei Eptesicus fuscus mit einem Ansatz untersucht, der Vergleiche zu den hier erhobenen Resultaten ermöglicht. Die Tiere mußten sich in einem Zweifachwahlexperiment zwischen Phantomzielen entscheiden, von denen eines ein Zweifrontenziel mit einer variablen internen Verzögerung t_i war, während das andere in allen Versuchsdurchgängen nur eine einzige Echofront aufwies (das heißt $t_i = 0 \mu s$). MOGDANS (1987) kann zeigen, daß die beiden Phantomziele immer genau dann voneinander unterschieden werden, wenn die Minima der im jeweiligen Zweifrontenziel auftretenden Interferenzfiguren im Frequenzbereich der ersten Harmonischen der von Eptesicus fuscus in dieser Unterscheidungsaufgabe verwendeten Ortungslaute liegen (55 kHz - 30 kHz). MOGDANS (1987) schließt daraus, daß zur Entfernungsaufhebung spektrale Merkmale in den Echos herangezogen werden. Inzwischen wurden auch die Effekte einer Variation der Echoamplituden auf das Wahlverhalten untersucht. Wie bei den hier vorgestellten Ergebnissen (vgl. 3.2.3) ist nicht der Gesamtechoschalldruck, sondern der spektrale Gehalt der Echos für die Entscheidungsleistung ausschlaggebend (MOGDANS, pers. Mitt.).

Welche Konsequenzen ergeben sich aus diesen Resultaten für die oben besprochenen Modelle?

Eptesicus fuscus ist wie Megaderma lyra nicht auf Differenzen im Gesamtechoschalldruck angewiesen, um Ziele mit unterschiedlicher spektraler Zusammensetzung voneinander unterscheiden zu können.

Das in 3.3.4 getestete Zeitdifferenzmodell versagt auch hier zur Beschreibung der Versuchsergebnisse: Es würde voraussagen, daß die Unterscheidungsleistung mit zunehmender interner Verzögerung t_i des variierten Ziels immer besser wird. Im Experiment werden dagegen Zweifrontenziele mit $t_i = 12 \mu s$ vom Ziel mit $t_i = 0 \mu s$ unterschieden, die mit $t_i = 8 \mu s$ und $t_i = 16 \mu s$ jedoch nicht (MOGDANS, 1987).

Die spektrale Korrelation II ist dagegen mit den von MOGDANS beschriebenen Resultaten vereinbar, wenn die spektrale Gewichtsfunktion $b(f)$ die spektrale Zusammensetzung der Eptesicuslaute berücksichtigt und den interessierenden Frequenzbereich auf die in der ersten Harmonischen enthaltenen Frequenzen beschränkt: Die Modellparameterfunktion hätte für Ziele, bei denen die spektralen Einbrüche außerhalb des interessierenden Frequenzbereichs liegen, ähnliche Werte wie für ein Ziel mit nur einer Echofront ($t_i = 0 \mu s$); der kritische Parameter x wäre ≈ 0 und dementsprechend wären für solche Parameterkonstellationen Leistungseinbrüche zu erwarten. Ferner beschreibt die spektrale Korrelation II eine vom Gesamtechoschalldruck unabhängige Unterscheidungsleistung.

Die Resultate von MOGDANS stimmen also in ihren Konsequenzen mit den in dieser Arbeit erhaltenen Ergebnissen überein.

4.2 ZUM SIMMONS'SCHEN GEBRAUCH DER OPTIMALEMPFÄNGER- THEORIE

Im Optimalempfänger (vgl. STROTHER, 1967, GLASER, 1974, BEUTER, 1977) wird eine Kopie des ausgesandten Signals laufend mit dem Echoeingang verglichen. Der Empfänger-
ausgang liefert die Kreuzkorrelationsfunktion zwischen
Signal und Echo. Durch diese Faltung wird bei der Ver-
wendung geeigneter Signale die Echoenergie am Empfän-
gerausgang in einem kurzen Zeitintervall komprimiert
(sog. pulse compression). Optimalempfänger können daher
Objekte auch bei sehr niedrigen Signal-Rauschverhält-
nissen detektieren und weisen eine hohe zeitliche Auf-
lösung auf (vgl. REX & ROBERTS, 1969). Entscheidend für
die Empfängereigenschaften sind dabei die Bandbreite,
der harmonische Gehalt und der Frequenz-Zeitverlauf des
verwendeten Signals; sie determinieren die Breite des
Hauptmaximums der Korrelationsfunktion, das Auftreten
von Nebenmaxima und das Verhalten der Korrelationsfunk-
tion für Systeme, in denen sich Schallquelle und Objekt
relativ zueinander bewegen.

Frequenzmodulierte Laute von Fledermäusen stellen für
einen Optimalempfänger geeignete Signale dar (STROTHER,
1967, ALTES & TITLEBAUM, 1970). Dies läßt es denkbar
erscheinen, daß die Tiere Verarbeitungsmechanismen ent-
wickelt haben, die einem Optimalempfänger äquivalent
sind.

SIMMONS (SIMMONS, 1973, SIMMONS, 1979, SIMMONS & STEIN,
1980) behauptet, daß sich Fledermäuse in verschiedenen
Unterscheidungsaufgaben tatsächlich so verhalten, als
ob sie über einen Optimalempfänger verfügten. Er be-
hauptet ferner, daß die Echoanalyse im Hörsystem der
Fledermäuse im Zeitbereich stattfinden muß, da den Tie-
ren in den beiden unten beschriebenen Versuchssituatio-
nen ausschließlich Laufzeitdifferenzen, nicht jedoch
spektrale Merkmale für die Unterscheidung der Ziele zur
Verfügung stehen (SIMMONS & GRINNELL, 1988).

Ein mit hoher Auflösung arbeitender Optimalempfänger könnte - wie in der Einführung erwähnt - die Wahrnehmung komplexer geometrischer Strukturen anhand der zeitlichen Feinstruktur der an ihnen reflektierten Laute ermöglichen. Stellen die SIMMONS'schen Experimente also den Nachweis für das Vorliegen eines im Zeitbereich arbeitenden Optimalempfängers dar, so ist eine universelle Beschreibung für die Abbildung geometrischer Eigenschaften der Außenwelt durch Echoortung gefunden und eine weitere Suche nach erklärenden Modellen nicht mehr erforderlich.

Sind die SIMMONS'schen Experimente aber ein Nachweis für einen Optimalempfänger bei Fledermäusen? Und steht damit der im Zeitbereich arbeitende Optimalempfänger als einzig plausible funktionelle Hypothese fest?

Im folgenden werden die beiden zur Stützung seiner Thesen wichtigsten Experimente und seine Argumentation kurz dargestellt.

Im Entfernungsmessungsexperiment hat SIMMONS (1971, 1973) gezeigt, daß echoortende Fledermäuse Entfernungen anhand der Laufzeit zwischen den ausgesandten Lauten und den zugehörigen Echos bestimmen. In einem Zweifachwahlexperiment wurden dazu zunächst reale Objekte angeboten, wobei die Wahl des dem Tier näher gelegenen Ziels belohnt wurde; in einem zweiten Schritt wurden die realen Objekte durch Phantomziele ersetzt, die sich lediglich in ihrer zeitlichen Verzögerung T_1 bzw. T_2 gegenüber dem ausgesandten Laut voneinander unterschieden, und die Wahl derjenigen Seite belohnt, bei der das Echo die kleinere Verzögerung aufwies. Die für Eptesicus fuscus bestimmten Unterscheidungsschwellen (75%-Schwellenkriterium) von 13 mm für die realen Ziele und 60 μ s für die Phantomziele entsprechen einander gut.

Zur Interpretation dieses Ergebnisses wird die Autokorrelationsfunktion (ACF) des "typischen" Eptesicus lautes, von der angenommen wird, daß sie eine gute Nähe-

nung der tatsächlich vorliegenden Kreuzkorrelationsfunktion (CCF) darstellt, bestimmt. Die in der Zeitachse um den Faktor 2 gedehnte Umhüllende der halbwellengleichgerichteten ACF wird zusammen mit der Entscheidungsleistung der Tiere in demselben Diagramm als Funktion der Zeitdifferenz $\Delta T = T_1 - T_2$ dargestellt. Die theoretische Kurve und das Entscheidungsverhalten der Tiere sind in dieser Darstellung gemäß dem folgenden Rationale miteinander verknüpft: Die Zeitauflösung ist dadurch gegeben, wie gut die durch das Auftreten der Maxima der Korrelationsfunktionen bestimmten Laufzeitintervalle T_1, T_2 voneinander unterschieden werden können. Als Maß für die Unsicherheit, die beiden Korrelationsfunktionen auflösen zu können, wird der Ordinatwert am Schnittpunkt der beiden Umhüllenden der halbwellengleichgerichteten ACF herangezogen. Sind die beiden miteinander verglichenen ACF identisch, entspricht die Unsicherheit als Funktion von ΔT einer in der Zeitachse um den Faktor 2 gedehnten ACF (Ambiguitätsfunktion). Für $\Delta T = 0 \mu s$ decken sich die beiden Korrelationsfiguren, die Unsicherheit ist maximal; im Zweifachwahlexperiment sind also Zufallsentscheidungen der Tiere (50% Richtigwahlen) zu erwarten. Können die Umhüllenden der halbwellengleichgerichteten ACF vollständig voneinander getrennt werden, ist die Unsicherheit minimal; hier sind 100% Richtigwahlen zu erwarten. Zwischen diesen Eckpunkten wird die Prozentskala linear unterteilt.

Der Vergleich der derart aufgetragenen Meßdaten mit der Ambiguitätsfunktion ergibt, daß sich die Tiere in etwa so verhalten, als ob sie die halbwellengleichgerichtete Umhüllende der Autokorrelationsfunktion wahrnehmen würden.

Im Entfernungsauflösungsexperiment (Jitterexperiment, SIMMONS, 1979) wurden Eptesicus fuscus wiederum Phantomziele in einem Zweifachwahlexperiment angeboten: Während ein Ziel jeweils eine feste zeitliche Verzögerung $T = 3.087 \mu s$ relativ zum ausgesandten Ortungslaut

hat, erscheint das zweite Objekt in aufeinanderfolgenden Echos alternierend mit einer zeitlichen Verzögerung $T + \Delta t$ bzw. $T - \Delta t$. Die Tiere können das "jitternde" Ziel noch erkennen (75%-Schwellenkriterium), wenn $2 \Delta t = 1 \mu s$.

Werden die in diesem Versuch erhaltenen Unterscheidungsleistungen analog zur oben beschriebenen Darstellungsweise als Funktion des "Jitters" $2 \Delta t$ aufgetragen und mit der Autokorrelationsfunktion des typischen *Eptesicus*-lautes verglichen, liegen die Datenpunkte in der Umgebung der halbwellengleichgerichteten Autokorrelationsfunktion selbst. Warum hier die ACF selbst, nicht aber eine aus der ACF abgeleitete Ambiguitätsfunktion zur Erklärung der Daten verwendet wird, wird von SIMMONS nicht diskutiert.

SIMMONS schließt daraus:..."The bats performed as though they perceived a half-wave rectified version of the auto-correlation function of the echoes or the cross-correlation function of the transmissions and the echoes"...(S.1338 in SIMMONS, 1979).

Warum sind die Tiere im Entfernungsauflösungsexperiment viel besser als beim Entfernungsmessungsexperiment? Nach SIMMONS wird das wahre räumliche Auflösungsvermögen, das durch die Eigenschaften der Autokorrelationsfunktion gegeben ist, im Entfernungsmessungsexperiment durch den Versuchsansatz, der Kopfbewegungen des Tiers erforderlich macht, verschleiert: Die Tiere müssen sich jeweils auf die beiden Ziele ausrichten, was unvermeidlich eine Variation ihrer Kopfposition und damit eine Streuung der wahrgenommenen Echolaufzeiten nach sich zieht. Im Entfernungsauflösungsexperiment kann der Kopf dagegen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lauten ruhig gehalten werden, und die Leistung der Tiere nähert sich dem theoretisch möglichen Wert an. Bei einer Korrektur der Unterscheidungsschwelle um die im Entfernungsmessungsexperiment auftretenden Kopfbewegungen ergibt sich immerhin eine Verbesserung der Zeitauflösung auf $29 \mu s - 41 \mu s$ (SIMMONS & GRINNELL, 1988).

Damit sind die SIMMONS'schen Bemühungen charakterisiert, den Optimalempfänger als erklärendes Modell für Entfernungsmessung und Entfernungsauflösung zu etablieren. Ich möchte mich nun seiner Argumentationsweise widmen.

SIMMONS "zeigt" die Vereinbarkeit seiner Meßdaten mit einer theoretischen Kurve (halbwellengleichgerichtete ACF oder aus ihrer Umhüllenden abgeleitete Ambiguitätsfunktion), indem er beide übereinander zeichnet und ihre Ähnlichkeit konstatiert. ... "The bat behaves as though it perceives the half-wave rectified crosscorrelation function" ... (11. Seite in SIMMONS & GRINNELL, 1988). Zu welchen Schlußfolgerungen berechtigt diese Beobachtung?

Zur Beantwortung dieser Frage sollen zunächst die Beziehungen zwischen der Theorie, den daraus abgeleiteten Voraussagen über das Verhalten eines empirischen Systems und den empirischen Beobachtungen betrachtet werden.

Eine empirische Beobachtung ist nur dann ein Beweis für die Existenz eines Optimalempfängers, wenn der Optimalempfänger genau dadurch definiert ist, daß sich die Fledermaus so verhält, als ob sie die halbwellengleichgerichtete CCF wahrnehme, die Aussage "Optimalempfänger" und die Aussage "The bat behaves ..." also eine Tautologie darstellen.

Wird dagegen behauptet: "Wenn ein Optimalempfänger vorliegt, dann sagt die Kreuzkorrelationsfunktion die Unterscheidungsleistung der Fledermäuse voraus", darf aus der Aussage "The bat behaves ..." nicht gefolgert werden, daß ein Optimalempfänger vorliegt, da die logische Implikation nicht umkehrbar ist. Aus der Aussage "The bat behaves ..." einen Optimalempfänger in der Fledermausortung beweisen zu wollen, wäre entweder leer oder aber logisch falsch, und SIMMONS begeht auch nicht den Fehler, diesen Schluß zu ziehen.

Umgekehrt ist eine Theorie dann falsifiziert, wenn sie

Voraussagen macht, die empirisch nicht bestätigt werden.

Solange dagegen die Voraussagen der Theorie im Experiment eintreffen, hat sie sich empirisch bewährt und es gibt keinen Grund, sie nicht zur Erklärung der Beobachtungen heranzuziehen, wie SIMMONS das tut. Man beachte aber, daß von der Bewährung einer Theorie nur gesprochen werden kann, wenn diese auch falsifiziert werden könnte. Die Falsifizierbarkeit ist freilich nur unter folgenden Voraussetzungen gewährleistet: Die Voraussage über das Verhalten des Systems muß aus der zu testenden Theorie allein abgeleitet werden können und es muß ein Verfahren geben, das eine Entscheidung darüber erlaubt, ob eine Voraussage zutrifft oder nicht.

Die Kritik am SIMMONS'schen Gebrauch der Optimalempfängertheorie kann ausgehend von diesen Grundlagen in zwei Thesen zusammengefaßt werden:

(1) Der Gebrauch, den SIMMONS von der Optimalempfängertheorie macht, ist genau deshalb so problematisch, weil keine Kriterien dafür angegeben werden können, unter denen die Hypothese "Fledermäuse verfügen über einen Optimalempfänger" jemals abgelehnt werden müßte. Anders ausgedrückt: Seine Hypothese kann durch das Wahlverhalten der Fledermäuse im Experiment nicht widerlegt werden; sie ist kritikimmun.

(2) Die Behauptung "Wenn ein Optimalempfänger vorliegt, dann sagt die Kreuzkorrelationsfunktion die Unterscheidungsleistung der Fledermäuse voraus" ist unhaltbar. SIMMONS geht von einer falschen Prämisse aus.

Wodurch kommt die Kritikimmunität gegenüber den empirischen Fakten zustande? Das Wahlverhalten der Tiere wird in der Dressursituation sowohl durch die angebotenen Reizkonstellationen, als auch durch in der speziellen Versuchssituation begründete Nebenbedingungen (z.B. notwendige Kopfbewegungen, Motivationsschwankungen aufgrund der Versuchssituation) bestimmt; SIMMONS kann mit seiner Methode - man zeichne die Unterscheidungslei-

stung auf eine theoretische Kurve - den Einfluß, den die Nebenbedingungen auf das Wahlverhalten der Tiere haben, nicht von der Antwort auf den untersuchten Reiz trennen. Soll die SIMMONS'sche Methode die Beurteilung der Theorie zulassen, muß impliziert werden, daß die Leistung der Tiere in der Zweifachwahlsituation ausschließlich vom Lauttyp determiniert wird, der Einfluß von Nebenbedingungen auf das Wahlverhalten also vernachlässigt werden kann.

Würde die Kenntnis der ACF aber tatsächlich hinreichen, um die Leistung der Tiere vorausszusagen, müßte das Wahlverhalten unabhängig von der Versuchssituation sein. Dies ist aber offensichtlich nicht der Fall, da die Tiere im Entfernungsmessungs- und Entfernungsauflösungsexperiment verschiedene Unterscheidungsleistungen zeigen. SIMMONS beseitigt diese Diskrepanz, indem er - der Versuchssituation entsprechend - die ACF transformiert, um zu einem Erwartungswert für das Verhalten der Tiere zu gelangen. Die Versuchssituation ihrerseits liefert jedoch keine Randbedingungen, die dazu zwingen könnten, gerade die halbwellengleichgerichtete ACF, ihre Umhüllende oder eine beliebige andere Transformation dieser Funktion zu verwenden, um sinnvolle Voraussagen über das Verhalten der Tiere zu erhalten. Die Wahl einer bestimmten Transformation der ACF ist vielmehr ad hoc und wird nur durch das Entscheidungsverhalten der Tiere gerechtfertigt! Unter diesen Umständen wird immer eine theoretische Kurve zu finden sein, die das Verhalten der Tiere vorausszusagen vermag. Das Argument, daß eine Übereinstimmung zwischen Korrelationsfunktion und Verhaltensleistungen bei verschiedenen Arten mit unterschiedlichem Lauttyp gefunden werden kann (vgl. SIMMONS & GRINNELL, 1988), macht dieses Verfahren nicht weniger willkürlich, zumal da über eine Korrektur der Kopfbewegungen oder über die Wahl eines passenden Ausschnitts aus dem Laut (vgl. die Beschränkung auf die Verwendung des frequenzmodulierten Lautteils zur Erklärung der Leistungen von Rhinolophus ferrumequinum in SIMMONS, 1973) eine solche Überein-

stimmung ohne weiteres erzeugt werden kann. Dies ist umso einfacher, als in keiner der SIMMONS'schen Arbeiten die Kriterien formuliert werden, die ihn dazu veranlassen könnten, die Übereinstimmung zwischen der theoretischen Kurve und den Datenpunkten abzulehnen. Mit der von SIMMONS benutzten Transformationsmethode lassen sich beliebige Zusammenhänge suggerieren. Die Feststellung "The bat behaves as though it perceives the half-wave rectified crosscorrelation function" ist somit für die Beurteilung von Aussagen über die den Unterscheidungsleistungen der Tiere zugrundeliegenden Verarbeitungsmechanismen wertlos.

MENNE & HACKBARTH (1986) haben die Behauptung "Wenn ein Optimalempfänger vorliegt, dann sagt die Kreuzkorrelationsfunktion die Unterscheidungsleistung der Fledermäuse voraus" für das Entfernungsmessungs- sowie das Entfernungsauflösungsexperiment untersucht. Dabei nehmen sie an, daß außer dem Lauttyp lediglich die Anzahl der für eine Seitenwahl minimal nötigen Laute (2 im Entfernungsmessungs-, 4 im Entfernungsauflösungsexperiment) die Leistung der Tiere beeinflußt. Es wurde ein System simuliert, das einen typischen Eptesicuslaut benutzt und nach dem Optimalempfängerprinzip arbeitet, und sein Entscheidungsverhalten in Abhängigkeit vom Signal-Rauschverhältnis getestet. Für beide Experimente kann gezeigt werden, daß das Entscheidungsverhalten des Systems als Funktion der Laufzeitdifferenz ΔT bzw. des Jitters $2 \Delta t$ weder dem Verlauf der halbwellengleichgerichteten Umhüllenden der ACF noch der ACF selbst folgt. Sie stellen ferner fest, daß die Fledermäuse bei den gegebenen Signal-Rauschverhältnissen in beiden SIMMONS'schen Experimenten deutlich schlechtere Unterscheidungsleistungen zeigen, als dies beim Vorliegen eines Optimalempfängers erwartet werden dürfte. MENNE & HACKBARTH schließen daraus, daß SIMMONS von einer falschen Prämisse ausgeht.

Die SIMMONS'sche Argumentation liefert keinen Anhaltspunkt dafür, das Verhalten echoortender Fledermäuse unter Annahme eines Optimalempfängers zu erklären. HACKBARTH (1986) kann zeigen, daß die im Entfernungsmessungs- und Entfernungsauflösungsexperiment nachgewiesenen Unterscheidungsleistungen auch von einer Reihe anderer Empfängertypen erbracht werden könnten. Die Resultate aus Experimenten zur Objektdetektion durch Pipistrellus pipistrellus (MØHL, 1986) und Eptesicus serotinus (TROEST & MØHL, 1986) lassen denselben Schluß zu.

Trotzdem wäre es voreilig, die Hypothese, daß Fledermäuse über dem Optimalempfänger analoge Verarbeitungsmechanismen verfügen, nicht weiterhin in Betracht zu ziehen. Auf der Suche nach dem besten erklärenden Modell für das Verhalten echoortender Fledermäuse sind Modellparameterfunktionen, die auf der Annahme eines im Zeitbereich arbeitenden Optimalempfängers beruhen, ein möglicher Kandidat.

Die Autokorrelationsfunktion eines Signals enthält indessen dieselbe Information wie das Leistungsspektrum (REX & ROBERTS, 1969) und deshalb existiert für jedes im Zeitbereich aufgestellte Modell, insoweit es einen Optimalempfänger annimmt, auch ein dazu äquivalentes im Frequenzbereich. Damit stellt sich angesichts der durch die Physiologie der Tiere gegebenen externen Kriterien freilich die Frage, ob bei der Formulierung von funktionellen Hypothesen nicht die Beschreibung im Frequenzbereich vorzuziehen ist.

5. BIBLIOGRAPHIE:

- Altes RA, Titlebaum EL (1970) Bat signals as optimally Doppler tolerant waveforms. *J Acoust Soc Am* 48:1014-1020
- Altes RA (1980) Models for echolocation. In: Busnel R-G, Fish JF (eds) *Animal Sonar systems*. Plenum Press, New York, pp 625-671
- Beuter KJ (1976) Systemtheoretische Untersuchungen zur Echoortung der Fledermäuse. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen
- Beuter KJ (1980) A new concept of echo evaluation in the auditory system of bats. In: Busnel R-G, Fish JF (eds) *Animal Sonar systems*. Plenum Press, New York, pp 747-761
- Bilsen FA (1966) Repetition pitch: Monaural interaction of a sound with the repetition of the same, but phase shifted, sound. *Acustica* 17:295-300
- Bilsen FA (1967) Thresholds of perception of repetition pitch. Conclusions concerning coloration in room acoustics and correlation in the hearing organ. *Acustica* 19:27-32
- Bilsen FA (1973) On the influence of the number and phase of harmonics on the perceptibility of the pitch of complex signals. *Acustica* 28:60-65
- Bilsen FA (1976) Pronounced binaural pitch phenomenon. *J Acoust Soc Am* 59(2):467-468
- Bilsen FA (1977) Pitch of noise signals: Evidence for a central spectrum. *J Acoust Soc Am* 61(1):150-161
- Bilsen FA, Goldstein JL (1974) Pitch of dichotically delayed noise and its possible spectral basis. *J Acoust Soc Am* 30:292-296
- Bilsen FA, Raatgever J (1973) Spectral dominance in binaural lateralization. *Acustica* 28:131-132
- Bilsen FA, Ritsma RJ (1969) Repetition pitch and its implication for hearing theory. *Acustica* 22:63-73
- Bilsen FA, Ritsma RJ (1970) Some parameters influencing the perceptibility of pitch. *J Acoust Soc Am* 47(2):469-475
- Bradbury JW (1970) Target discrimination by the echolocating bat Vampyrum spectrum. *J Exp Zool* 173:23-46

- Busnel RG, Fish JF (1980) Animal sonar systems. Nato Advanced Study Institute Series, Plenum Press, New York and London
- Dijkgraaf S (1946) Die Sinneswelt der Fledermäuse. *Experientia* 11:438-448
- Dijkgraaf S (1957) Sinnesphysiologische Beobachtungen an Fledermäusen. *Acta Physiol Neerlandica* 6:675-684
- Fiedler J (1979) Prey catching with and without echolocation in the Indian False Vampire (Megaderma lyra). *Behav Ecol Sociobiol* 6: 155-160
- Fleissner N (1974) Intensitätsunterscheidung bei Hufeisennasen (Rhinolophus ferrumequinum). Staats-examensarbeit, Frankfurt/Main
- Glaser W (1974) Zur Hypothese des Optimalempfangs bei der Fledermausortung. *J Comp Physiol* 94:227-248
- Griffin DR (1944) Echolocation by blind men, bats and radar. *Science* 100:589-590
- Griffin DR (1974) Listening in the dark. Dover Publications, New York
- Griffin DR (1967) Discriminative echolocation by bats. In: Busnel R-G (ed) *Les Systèmes Sonars Animaux*. Jouy-en-Josas, pp 273-300
- Griffin DR, Friend JH, Webster FA (1965) Target discrimination by the echolocation of bats. *J Exp Zool* 158:155-168
- Griffin DR, Mc Cue JJ, Grinnell AD (1963) The resistance of bats to Jamming. *J Exp Zool* 152:229-250
- Grinnell AD (1967) Mechanisms of overcoming interference in echolocating animals. In: Busnel RG (ed) *Les systemes sonars animaux*. Jouy-en-Josas, pp 273-306
- Grinnell AD, Schnitzler HU (1977) Directional sensitivity of echolocation in the horseshoe bat Rhinolophus ferrumequinum II. Behavioral directionality of hearing. *J comp Physiol* 116:63-76
- Habersetzer J, Vogler B (1983) Discrimination of surface structured targets by the echolocating bat Myotis myotis during flight. *J Comp Physiol A* 152:275-282
- Hackbarth H (1986) Phase evaluation in hypothetical re-

ceivers simulating ranging in bats. Biol Cybern
54:281-287

Heilmann-Rudolf U (1984) Das Frequenzunterscheidungsvermögen bei der Großen Hufeisennase (Rhinolophus ferrumequinum). Dissertation, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen

Johnson RA (1980) Energy spectrum analysis in echolocation. In: Busnel R-G, Fish JF (eds) Animal Sonar systems. Plenum Press, New York, pp 673-693

Johnson RA, Titlebaum EL (1976) Energy spectrum analysis - a model of echolocation processing
J Acoust Soc Am 41:484-491

Koller S (1967) Tafeln zur Beurteilung von Häufigkeiten. In: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, Darmstadt

Krüger A (1982) Fähigkeiten und Leistungen zur Musterdiskrimination bei Myotis myotis und Megaderma lyra (Microchiroptera). Dissertation, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main

Menne D, Hackbarth H. (1986) Accuracy of distance measurement in the bat Eptesicus fuscus: Theoretical aspects and computer simulations.
J. Acoust Soc Am 79(2):386-397

Möhres FP, Neuweiler G (1966) Die Ultraschallorientierung der Großblattfledermäuse. Z Vergl Physiol
53:195-227

Mogdans J (1987) Range resolution in Eptesicus fuscus. Abstract, Fourth European Bat Research Symposium, Prague

Møhl B (1986) Detection by a pipistrelle bat of normal and reversed replica of its sonar pulses.
Acustica 61:75-82

Neuweiler G (1984) Foraging, echolocation and audition in bats. Naturwissenschaften 71:446-455

Neuweiler G, Möhres FP (1967) Die Rolle des Ortsgedächtnisses bei der Orientierung der Großblattfledermaus Megaderma lyra. Z Vergl Physiol
57:147-171

Peff TC, Simmons JA (1972) Horizontal angle resolution by echolocating bats. J Acoust Soc Am 51:2063-2065

Pickles JO (1982) An introduction to the physiology of hearing. Academic Press, London

- Rex RL, Roberts GT (1969) Correlation, signal averaging and probability analysis. Hewlett Packard pp 24-30
- Sachs L (1978) Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
- Schmidt S (1983) Verhaltensaudiogramm von Megaderma lyra (Microchiroptera, Megadermatidae) im niederfrequenten Bereich (1 - 22 kHz). Diplomarbeit, Ludwig-Maximilians-Universität, München
- Schmidt S, Türke B, Vogler B (1983) Behavioural Audio-gram from the bat, Megaderma lyra (Geoffroy 1810; Microchiroptera). Myotis 21-22:62-66
- Schnitzler HU, Grinnell AD (1977) Directional sensitivity of echolocation in the horseshoe bat Rhinolophus ferrumequinum. I Directionality of sound emission. J Comp Physiol 116:51-61
- Schnitzler HU, Henson OW (1980) Performance of airborne animal sonar systems: I. Microchiroptera. In: Busnel R-G, Fish JF (eds) Animal Sonar Systems. Plenum Press, New York, pp 109-181
- Schnitzler HU, Menne D, Hackbarth H (1985) Range determination by measuring time delays in echolocating bats. In: Michelsen A (ed) Time resolution in auditory systems. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp 180-204
- Shimozawa T, Suga N, Hendler P, Schütze S (1974) Directional sensitivity of echolocation systems in bats producing frequency modulated signals. J Exp Biol 60:53-69
- Simmons JA (1969) Acoustic radiation patterns for the echolocating bats Chilonycteris rubiginosa and Eptesicus fuscus. J Acoust Soc Am 46:1054-1056
- Simmons JA (1971) The sonar receiver of the bat. Ann of the New York Academy of Sciences 188:161-174
- Simmons JA (1973) The resolution of target range by echolocating bats. J Acoust Soc Am 54:157-173
- Simmons JA (1979) Perception of echo phase information in bat sonar. Science 204:1336-1338
- Simmons JA, Kick SA, Lawrence BD, Hale C, Bard C, Escudé B (1983) Acuity of horizontal angle discrimination by the echolocating bat, Eptesicus fuscus. J Comp Physiol 153:321-330
- Simmons JA, Fenton MB, O'Farrell M (1979) Echolocation and pursuit of prey by bats. Science 203:16-21

- Simmons JA, Grinnell AD (1988) The performance of echolocation: acoustic images perceived by echolocating bats. In: Nachtigall PE (ed) Animal sonar: processes and performance, Plenum Press, New York
- Simmons JA, Lavender WA, Lavender BA, Doroshov CF, Kiefer SW, Livingston R, Scallet AC, Crowley DE (1974) Target structure and echo spectral discrimination by echolocating bats. *Science* 186:1130-1132
- Simmons JA, Stein RA (1980) Acoustic imaging in bat sonar: Echolocation signals and the evolution of echolocation. *J Comp Physiol A* 135:61-84
- Simmons JA, Vernon JA (1971) Echolocation: Discrimination of targets by the bat, Eptesicus fuscus. *J Exp Zool* 176:315-328
- Simmons JA (1980) The processing of sonar echoes by bats. In: Busnel RG, Fish J (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, pp 695-714
- Spallanzani L (1793) Lettere sopra il sospetto di un nuovo senso nei pipistrelli. In: Le opere di Lazzaro Spallanzani III, Milano 1934, pp 757-780
- Strother GK (1961) Note on the possible use of ultrasonic pulse compression by bats. *J Acoust Soc Am* 33:696-697
- Strother GK (1967) Comments on aural pulse compression in bats and humans. *J Acoust Soc Am* 41:529
- Troest N, Møhl B (1986) The detection of phantom targets in noise by serotine bats; negative evidence for the coherent receiver. *J Comp Physiol A* 159:559-567
- Webster FA (1963) Active energy radiating systems: The bat and ultrasonic principles II; acoustical control of airborne interceptions by bats. *Proc Int Congr Tech and Blindness AFB* 1:49-135, New York
- Webster FA, Brazier OG (1965) Experimental studies on target detection, evaluation and interception by echolocating bats. AD628055 Aerospace Research Laboratories, Wright-Patterson Air Force Base, Ohio
- Webster FA, Brazier OG (1968) Experimental studies on echolocation mechanisms in bats. AD673373 Aerospace Medical Research Laboratories, Wright-Patterson Air Force Base, Ohio

- Webster FA, Durlach NJ (1963) Echolocation systems of the bat. M.I.T. Lincoln Laboratory, Rep.No.41-G-3, Lexington, Massachusetts
- Witzke HP (1987) Passiv akustische Lateralisation bei der Lyra-Fledermaus, Megaderma lyra (Microchiroptera, Megadermatidae), Diplomarbeit in der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität, München
- Zwicker E (1982) Psychoakustik. Springer Verlag, Berlin

LEBENS LAUF

- Am 18.5.1958 wurde ich, Sabine Elisabeth Schmidt in München als erstes Kind des Otto Ludwig Schmidt, Gartenarchitekt, * 17.6.1927 in Idar-Oberstein, und dessen Ehefrau Michaela, geb. Carmann, * 23.11.1928 in Spital/Drau geboren.
- 1964 - 1968 Besuch der Volksschule an der Walliser Straße in München
- 1968 - 1977 Besuch des Städtischen Thomas-Mann-Gymnasiums in München
- Juni 1977 Abitur
- WS 1977/78-SS1982 Studium der Biologie an der Ludwig-Maximilians-Universität München
- Juli 1982 Diplomprüfung in den Fächern Zoologie, Genetik, Biochemie sowie Logik und Wissenschaftstheorie
- Oktober 1983 Abschluß der Diplomarbeit mit dem Thema "Verhaltensaudiogramm von Megaderma lyra (Microchiroptera, Megadermatidae) im niederfrequenten Bereich (1 - 22 kHz)
- SS 1984 - WS 1987/88 Promotion an der Fakultät für Biologie der Ludwig-Maximilians-Universität München
- Mai 1988 Abschluß der Dissertation mit dem Thema "Strukturunterscheidung durch Echoortung bei Megaderma lyra (Microchiroptera, Megadermatidae)"

